

DIE GATTUNG CALOTES (Sauria, Agamidae) IN SRI LANKA:
BEZIEHUNGEN INNERHALB EINES ARTENSYSTEMS
TROPISCHER ECHSEN

Walter Erdelen

Diss München
1983





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554013_0093

DIE GATTUNG CALOTES (Sauria, Agamidae) IN SRI LANKA:

BEZIEHUNGEN INNERHALB EINES ARTENSYSTEMS

TROPISCHER ECHSEN

Dissertation an der Fakultät für Biologie der

Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von:

Walter Erdelen

aus Ansbach

Mai 1983

1. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs

2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. habil. E.J. Fittkau

Tag der mündlichen Prüfung: 20.7.1983

I N H A L T

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material	4
3. Das Untersuchungsland Sri Lanka	5
4. Untersuchungsgebiete für die Populationsstudien	8
4.1. Auswahlkriterien	8
4.2. Lage, Größe und Klima	9
4.3. Einzelbeschreibungen der Gebiete	12
5. Methodik	19
5.1. Freilanddaten	19
5.1.1. Methodik der Vegetationserfassung	19
5.1.2. Markier-Wiederfang-Technik	21
5.1.2.1. Freilanduntersuchungen	21
5.1.2.1.1. Stichprobennahmen	21
5.1.2.1.2. Markiertechnik	21
5.1.2.2. Auswertung der Freilanddaten	22
5.1.3. Morphologische Parameter	24
5.1.3.1. Gewicht und Körperabmessungen	24
5.1.3.2. Beschilderungsmerkmale (Pholidose)	25
5.1.4. Aktivitäten	27
5.1.5. Mikrohabitat	28
5.1.6. Geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka	29
5.1.7. Innerartliche geographische Variation von C.calotes und C.versicolor	30
5.2. Elektrophoretische Untersuchungen	32
5.2.1. Material	32
5.2.2. Versuchsbeschreibung	33
5.2.3. Gründe für die Auswahl des Cellogel-Verfahrens	33
5.2.4. Auswertung	34
5.3. Datenanalyse	35
6. Ergebnisse	36
6.1. Populationsuntersuchungen an C.nigrilabris, C.calotes und C.versicolor	36
6.1.1. Stichprobengrößen	36
6.1.2. Anzahl und Anteil markierter Tiere in den Stichproben	39
6.1.3. Größe, Zusammensetzung und Dynamik der untersuchten Populationen	43
6.2. Gelegegrößen und Eiablageperiodizität	53

	Seite
6.3. Aktivitätsmuster	56
6.4. Mikrohabitatpräferenzen	60
6.4.1. Nutzung von Habitatstrukturen	60
6.4.2. Vertikalkomponente	63
6.4.3. Horizontalkomponente	66
6.5. Serum-Proteinanalysen	75
6.5.1. Allgemeine Gesichtspunkte	75
6.5.2. Vergleich der albuminähnlichen Fraktionen	76
6.5.3. Vergleich der Gesamtdensitogramme	79
6.6. Geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka	83
6.7. Geographische Variation von Körperabmessungen und Beschil- derungsmerkmalen bei <i>C.versicolor</i> (V) und <i>C.calotes</i> (CAL) in Sri Lanka	87
6.7.1. Trends in der Körpergröße (SVL)	87
6.7.2. Pholidose-Ausprägung in Abhängigkeit von der Fundorthöhe (mNN)	90
6.7.3. Pholidose-Ausprägung und höhenunabhängige Fundortlage	92
6.7.4. Multivariate Beziehungen bei <i>C.versicolor</i> und <i>C.calotes</i> in Abhängigkeit vom Isolationsgrad der Populationen	94
6.7.4.1. Vergleiche innerhalb Sri Lankas	94
6.7.4.2. Übergreifende Vergleiche	97
6.8. Phänetische Beziehungen zwischen den Calotes-Arten Sri Lankas	99
7. Diskussion	101
7.1. Allgemeines	101
7.2. Serum-Proteinanalysen	101
7.2.1. Bedeutung und Aussagekraft elektrophoretischer Untersuchungen	101
7.2.2. Vergleich der Ergebnisse mit Befunden aus anderen Echsen Gruppen	102
7.2.3. Phylogenetische Aspekte	104
7.3. Populationsuntersuchungen an <i>C.nigrilabris</i> , <i>C.calotes</i> und <i>C.versicolor</i>	105
7.3.1. Methodische Probleme	105
7.3.1.1. Größe der Untersuchungsgebiete	105
7.3.1.2. Entkommene Tiere	106
7.3.1.3. Datenerfassung von Jungtieren	106
7.3.1.4. Witterungsabhängigkeit der Aktivitäten der Echsen	107
7.3.2. Austauschprozesse in den Populationen	108
7.4. Sozialverhalten, Territorialität, Mikrohabitatnutzung und Frage der Konkurrenz zwischen <i>C.calotes</i> (CAL) und <i>C.versicolor</i> (V)	111
7.5. Interpretierbarkeit und Dynamik der Verbreitungsmuster	113

	Seite
7.6. Beurteilung der gefundenen geographischen Variation bei C.calotes (CAL) und C.versicolor (V)	116
7.6.1. Variation der Körpergrößen	116
7.6.2. Variation der Beschilderung mit der Fundorthöhe	118
7.6.3. Multivariate geographische Variation bei C.calotes und C.versicolor	119
7.7. Überlegungen zur Phylogenie der Calotes-Arten Sri Lankas	121
8. Zusammenfassung	124
9. Danksagung	128
10. Zitierte Literatur	129
11. Anhang - Das Manly/Parr-Modell	137

1. Einleitung

Da die Analyse von ausgedehnten Ökosystemen, etwa von großen Landmassen oder von Ozeanen, auf Grund deren Komplexität meist nicht oder nur in Einzelaspekten vorgenommen werden kann, wählt man für die Untersuchung ökologischer Fragestellungen in der Regel einfachere und überschaubare Systeme aus.

Gerade um solche Systeme handelt es sich bei vielen Inseln, deren meist relativ einfach strukturierte Organismengemeinschaften es eher ermöglichen, dem Verständnis komplexer ökologischer Wechselbeziehungen zwischen Organismen und deren abiotischer und biotischer Umwelt näherzukommen. Zudem handelt es sich im Falle von Inseln um eindeutig abgegrenzte und oft homogene Untersuchungseinheiten; in einem solchen Falle würde die Problematik der Auswahl repräsentativer Gebiete entfallen.

Sri Lanka, das mit einer Ausdehnung von 66000 qkm etwa der Größe Bayerns entspricht, kann jedoch keineswegs als eine relativ einfach strukturierte Insel bezeichnet werden. Allein schon das Relief und damit verbunden das Klima deuten an, daß hier auf kleinem Raum eine hohe strukturelle Diversität anzutreffen ist, was sich gleichermaßen auf die unbelebten und auch belebten Elemente dieses Ökosystems "Insel" bezieht.

Der Vorteil für den Untersucher liegt jedoch darin, daß dieses komplexe Muster auf engem Raum konzentriert ist und alle Orte dieser Insel in relativ kurzer Zeit erreichbar sind.

Ein weiterer Faktor, der Sri Lanka in besonderem Maß für die Untersuchung tiergeographischer und ökologischer Fragen als geeignet erscheinen läßt, ist die Tatsache, daß - v.a. im NW der Insel - noch Gruppen kleinerer Inseln vorgelagert sind, deren geringes geologisches Alter Hinweise auf die Geschwindigkeit der Besiedlung und der Differenzierung der Inselpopulationen der untersuchten Echsen im Vergleich zu denen Sri Lankas liefern kann.

Zudem gibt es inselartige Strukturen auch innerhalb Sri Lankas selbst, z.B. Habitatinselfn, deren Entstehung und damit Bedeutung für die Veränderung von Mustern geographischer Verbreitung im Zusammenhang mit der zunehmenden Zerstörung der Primärvegetation durch den Menschen in dieser Arbeit und insbesondere im Hinblick auf die Echsengattung *Calotes* eine ganz besondere Rolle zukommt.

Auf Grund der geographischen Lage bietet Sri Lanka das ganze Jahr hindurch optimale Bedingungen für poikilotherme Organismen, wie die hier untersuchten Echsen. Dies zeigt sich u.a. an der vergleichsweise hohen Anzahl dort vorkommender Reptilienarten, insgesamt 138 (nach versch. Autoren), von denen 71 (=51%) endemisch sind.

Die hier untersuchte Agamidengattung *Calotes*, die nach WERMUTH (1967) 30 Arten umfaßt, nach neueren Untersuchungen hingegen sollen es nur 16 sein (MOODY 1980), ist mit 6 Arten, darunter 4 Endemiten, in Sri Lanka vertreten.

Zum Vergleich sei erwähnt, daß auf der gesamten Indischen Halbinsel, einem um ein Vielfaches größeren Gebiet als Sri Lanka, ebenfalls nur 6 Arten beheimatet sind (nach WERMUTH 1967).

Bei den in Sri Lanka vorkommenden Arten handelt es sich um *Calotes calotes*, *C. versicolor* sowie die dort endemischen Arten *C. ceylonensis*, *C. liocephalus*, *C. liolepis* und *C. nigrilabris*. *C. calotes* und *C. versicolor* sind im Gegensatz zu den Endemiten ausgesprochene Kulturfolger.

Alles, was über *C. versicolor*, der insgesamt am weitesten verbreiteten und am besten untersuchten Art, bekannt ist, beruht im wesentlichen auf älteren Arbeiten (ASANA 1931, McCANN 1937 u. 1942). ASANA's Befunde stammen jedoch von Gebieten im NW Indiens, wo Klima und Vegetation im Vergleich zu Sri Lanka sehr unterschiedlich sind. Lediglich über die intra-spezifische Variabilität von *C. versicolor* gibt es neuere Befunde (ERDELEN 1977).

Über die Ökologie dieser Art ist kaum etwas bekannt. Einige Hinweise, die sich hauptsächlich auf die Fortpflanzungsbiologie beschränken, finden sich bei MISRA NEE HALDAR & THAPLIYAL (1980), PANDHA & THAPLIYAL (1967) und SINGH & THAPLIYAL (1962).

Über die anderen in Sri Lanka vorkommenden Arten liegen, abgesehen von den Arbeiten DERANIYAGALA's (1931, 1953) und von TAYLOR (1953), die lediglich deskriptiver Natur sind, keine neueren Untersuchungen vor; über ihre Lebensweise gibt es nur vereinzelte Hinweise in den zitierten Arbeiten.

Gerade in den letzten Jahren hat sich die Analyse von Echsenpopulationen als sehr brauchbar erwiesen, um zu verallgemeinerbaren Aussagen über Fragen zu Nischenbeziehungen und Konkurrenz und über unterschiedliche Strategien der Anpassung in Tiergemeinschaften aus tropischen und gemäßigten Breiten zu kommen (BLAIR 1960, FITCH 1955 u. 1973, HIRTH 1963, PIANKA 1973, 1974, 1976, ROUGHGARDEN 1972, 1974, SCHOENER 1968a, 1970, 1974, TINKLE 1967, Arbeiten in GANS 1977).

Der Großteil der so gewonnenen Erkenntnisse stammt jedoch von Untersuchungen an Neu-Welt-Echsen, insbesondere an Iguaniden, wie etwa der Gattung *Anolis*.

Ihr Alt-Welt-Äquivalent, die Agamiden, wurden, abgesehen von den Arbeiten von HARRIS (1964) und INGER & GREENBERG (1966), hingegen kaum - v.a. in tropischen Regionen - genauer für die Beantwortung ökologischer oder evolutionsbiologischer Fragestellungen herangezogen.

Die Gattung *Calotes*, deren Arten im gesamten süd- und südostasiatischen Raum das ökologische Gegenstück zu der Neu-Welt-Gattung *Anolis* darstellen (BELLAIRS 1971), dürfte wohl die umfangreichste tropisch-asiatische Agamen-Gruppe darstellen (SCHMIDT & INGER 1957).

Ihre gute Beobachtbarkeit, was zumindest einige Arten anbetrifft, und die Tatsache, daß sie leicht und ohne eine Zerstörung bzw. Beeinträchtigung ihres Habitats nötig zu machen, gefangen werden können, ließen diese Echsen für die vorliegende Studie als besonders geeignet erscheinen. Darüberhinaus erwiesen sie sich als relativ einfach markierbar, was für viele andere Tiergruppen oft nicht zutrifft.

Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war es, Beziehungen zwischen den *Calotes*-Arten Sri Lankas auf möglichst unterschiedlichen Ebenen aufzuzeigen. Hierzu wurden populationsökologische, ethologische und morphologische Parameter und das Muster der geographischen Verbreitung untersucht sowie Vergleiche auf Proteinebene mittels Elektrophoresen vorgenommen. Darüberhinaus wurde die geographische morphologische Variation der beiden nicht-endemischen Arten analysiert.

Im einzelnen sollte damit festgestellt werden, welche Strategien der Umweltnutzung diese Arten besitzen und ob bzw. gegebenenfalls wie sie miteinander koexistieren. Hierzu war es wichtig, die geographische Verbreitung und die Habitatansprüche der Arten in Sri Lanka zu kennen. Auf Grund ihres weiten Vorkommens auf der Insel Sri Lanka selbst und darüberhinaus in benachbarten Regionen, wie z.B. in Indien und auf den Malediven, sollte die geographische Variation der beiden nicht-endemischen Arten *C. calotes* und *C. versicolor* in unterschiedlich stark voneinander isolierten Arealen verglichen werden. Damit war feststellbar, in welchem Umfang die Populationen dieser Arten in Sri Lanka hinsichtlich der untersuchten morphologischen Parameter variieren und welches Ausmaß an Variation sich in Abhängigkeit vom Isolationsgrad der jeweiligen Populationen ergeben würde.

Ein weiterer Schwerpunkt in der Arbeit wurde auf die Frage gelegt, welche phylogenetischen Beziehungen zwischen den Arten, abgeleitet von vergleichend morphologischen und elektrophoretischen Analysen, unter Einbeziehung der Kenntnisse über die geographische Verbreitung und von geologischen Befunden, bestehen bzw. wahrscheinlich gemacht werden können. Besondere Bedeutung wurde in dieser Hinsicht der Möglichkeit einer Gruppierung in endemische und nicht-endemische Arten beigemessen. Gerade in letzter Zeit wurde mit relativ neuen biogeographischen Ansätzen, ausgehend von Endemismen in einem bestimmten Gebiet, versucht, auf phylogenetische Zusammenhänge, allerdings nicht bei Echsen, zu schließen (s.z.B. NELSON & PLATNICK 1981).

2. Material

Das vorliegende Datenmaterial setzt sich aus folgenden Komponenten zusammen:

- a) Freilandarbeiten in 4 Untersuchungsgebieten Sri Lankas mit den Arten *Calotes versicolor*, *C. calotes* und *C. nigrilabris* von November 1978 bis Juli 1980.
- b) Stichprobennahmen an über 50 zufallsgemäß ausgewählten Orten auf Sri Lanka selbst und auf vorgelagerten Inseln sowie zusätzlich auf zahlreichen Exkursionen zur Feststellung der Verbreitungsmuster aller *Calotes*-Arten Sri Lankas.
- c) Stichproben von *C.versicolor*-Populationen von 8 verschiedenen Inseln der Malediven.
- d) Tiermaterial aus den folgenden Museen:
Dem American Museum of Natural History New York, dem British Museum (Natural History), dem Laboratoire des Reptiles et Amphibiens des Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, dem Museum of Nat. Hist. of the University of Kansas, dem National Museum of Nat. Hist. of the Smithsonian Institution Washington, dem Chicago Field Museum of Nat. Hist., dem Museum of Zoology of the University of Michigan und dem Zool. Forschungsinstitut und Museum A.Koenig Bonn.
- e) Elektrophoresen mit Seren von 53 lebend aus Sri Lanka ausgeführten Echsen.

3. Das Untersuchungsland Sri Lanka

Zum Verständnis der in der Arbeit dargestellten Befunde sind im folgenden einige wesentliche Merkmale der Insel Sri Lanka beschrieben.

Sri Lanka liegt zwischen den östlichen Längengraden $79^{\circ}39'$ und $81^{\circ}53'$ und den nördlichen Breitengraden $5^{\circ}54'$ und $9^{\circ}52'$ im Indischen Ozean, im SE der Südspitze der Indischen Halbinsel.

Die maximale Ausdehnung der Insel beträgt in N-S-Richtung 434 km, in W-E-Richtung 225 km. Die gesamte Fläche liegt mit 65610 km² etwa bei der Größe Bayerns.

Sri Lanka ist nur durch die relativ schmale, an der engsten Stelle, im Bereich der Adam's-Brücke, nur 35 km breite, und seichte Palk-Straße (max. ca. 15m Tiefe) von Indien getrennt. Der gemeinsame Kontinental-schelf beweist die geologische Einheit des Indischen Subkontinents mit dieser Insel.

Sie stellt allerdings einen geologisch sehr alten Komplex dar, was sich daran zeigt, daß die meisten Gesteine aus dem Kambrium bzw. Präkambrium stammen. Aller Wahrscheinlichkeit nach war Sri Lanka nicht von den während des Karbon und Perm auf dem Gondwana-Land-Komplex aufgetretenen Vereisungen betroffen (ABEYWICKRAMA 1956, DOMRÖS 1976). Sri Lanka vollzog die Kontinentalwanderung nach dem Aufbrechen der Gondwanalandmasse in der Kreide zusammen mit Indien. Im Miozän war es erstmals eine eigenständige Insel (COORAY 1967). Dabei hat sich möglicherweise der SW-Teil der Insel als erster von Indien getrennt (CRUSZ 1973). Vertikale Bewegungen der Oberfläche Sri Lankas haben sicherlich auch zur Isolation des SW-Teils der Insel und v.a. des zentralen Teils vom umgebenden Flachland beigetragen (CRUSZ & NUGALIYADDE 1978). Sehr wahrscheinlich kam es während des Pleistozäns auf Grund der mit dem Wechsel von Eis- und Zwischeneiszeiten verbundenen Klimaschwankungen und Änderungen des Meeresspiegels zu wiederholter Ausbildung von Landbrücken zwischen Sri Lanka und Indien, wie etwa von MOORE (1960) angenommen wird. Zahlreiche Hinweise dafür, daß starke Veränderungen der Meeresspiegelhöhe während des Pleistozäns in diesem Raum stattgefunden haben müssen, finden sich bei DERANIYAGALA (1958).

Den größten Teil der Insel macht das Flachland aus, das v.a. den ganzen Norden umfaßt (vgl. Abb.1). Es bildet die unterste von 3 Rumpfflächen in die das Relief untergliedert werden kann, wobei die unterste im Mittel bei etwa 30 mNN, die mittlere bei 500 mNN und die oberste bei 1500-1800 mNN liegt (s. DOMRÖS 1976).

Über Entstehung und Alter dieser Rumpfflächen gibt es sehr unterschiedliche Auffassungen. So nimmt etwa ADAMS (1929) an, die oberste sei die älteste, während nach WADIA (1941a, 1941b) diese jedoch am jüngsten sein soll.

Die mittlere und obere Rumpffläche bilden das im S der Insel gelegene Zentrale Bergland, das in die Regionen der Knuckles-Berge im NE Kandys, die Sabaragamuwa-Berge im SW und den eigentlichen Zentralteil untergliedert werden kann.

Entsprechend diesem stark ausgebildeten Relief (vgl. Abb.1) sind auch große Unterschiede im Klima in Sri Lanka festzustellen. Die beiden wichtigsten klimabeeinflussenden Faktoren sind die Monsunwinde (SW-Monsun: Mai-Sept., NE-Monsun: Dez.-Febr.). Dementsprechend gibt es 2 Monsun- und 2 Zwischenmonsun-"Jahreszeiten". Nach DOMRÖS (1976) wirken v.a. das Zentrale Bergland und die Ozeanität der Insel klimabestimmend und modifizierend.

Ausgehend von den unterschiedlichen Niederschlagsmengen - der SW-Monsun bringt in der Regel wesentlich mehr Feuchtigkeit mit sich - wird Sri Lanka häufig in eine Feucht- und eine Trockenzone unterteilt, wobei der Verlauf der Grenze der Feuchtzone grob übereinstimmt mit der 2000 mm durchschnittlichen Jahresniederschlagsmengen-Isohyete, die den SW der Insel und den größten Teil des Zentralen Berglandes einschließt (s. Abb.1).

Die Luftfeuchte auf der Insel ist erwartungsgemäß relativ hoch, die Jahresmittelwerte liegen, von Trincomalee mit 77% mittlerer jährlicher relativer Luftfeuchte abgesehen, zwischen 80-85% (DOMRÖS 1976). Diese Werte schwanken jahreszeitlich nur sehr wenig, jedoch können beträchtliche tageszeitliche Unterschiede festgestellt werden. Gleiches gilt für die Temperatur (Tageszeitenklima!).

Die mittleren jährlichen Temperaturen liegen im Flachland zwischen 26.5 und 28 °C, sind also sehr homogen ausgeprägt. Mit zunehmender Höhe nehmen sie stark ab. Für Kandy (475 mNN) liegt sie bei 24.4 °C, für N'Elia (1900 mNN) bereits bei 15.4 °C.

Das Vorhandensein von unterschiedlichen klimatischen Zonen läßt auch Unterschiede in der Vegetation erwarten.

Von den über 3000 Gefäßpflanzenarten Sri Lankas sind 29% endemisch, 65% stammen aus Indien und der Himalayaregion und 6% aus den Regionen Malaysia, Afrika und Australien (nach ABEYWICKRAMA 1956, 1959).

Im folgenden sind nur einige der Primärvegetationstypen beschrieben.

Im SW der Insel bis in etwa 500 mNN war meist immergrüner tropischer Flachland-Regenwald weit verbreitet, der jedoch heute nur noch in kleinen Restbeständen erhalten ist (Ø Höhe: 25m - max. 45m). Zwischen ca. 500-1500 mNN schließt daran im W und SW des Zentralen Berglandes der immergrüne tropische Bergwald an (DOMRÖS 1976), oberhalb ca. 1500 mNN ist bzw. war tropischer Nebelwald anzutreffen.

In der Trockenzone findet man tropische Monsunwälder mit laubabwerfenden Gehölzen (Ø Höhe ca. 20 m).

Der Übergangsvegetationstyp zwischen tropischem Regenwald und Monsunwald wird gelegentlich als Intermonsunwald bezeichnet (vgl. etwa DOMRÖS 1976).

Neben diesen ursprünglichen, v.a. im Bergland und in der Feuchtzone nunmehr vergleichsweise seltenen, Hauptvegetationstypen gibt es noch Formen der Savanne, deren Ursprung ungeklärt ist, sowie Vegetationstypen, deren Entstehung eine Folge unterschiedlich starken anthropogen bedingten Einflusses ist, wie beispielsweise einzelne Dickicht-Formationen (s. GAUSSEN et al. 1968). Außerdem wären natürlich noch alle Arten von Pflanzenassoziationen zu nennen, die in direktem Zusammenhang mit bestimmten Formen der landwirtschaftlichen Nutzung stehen, wie etwa Gummi-, Pfeffer- und Teeplantagen oder Reisfelder.

Die Phase intensiven Anbaus begann Anfang des 19. Jahrhunderts und führte u.a. zu starken Rodungen im Bergland. Die ersten Anbauprodukte im Hochland waren Kaffee und Tee, später wurde die Kautschuk-Produktion begonnen. Diese Veränderungen sind im Hochland derzeit fast zum Stillstand gekommen. Siedlungsprogramme und Bewässerungsprojekte werden in naher Zukunft v.a. die Trockenzone der Insel erheblich beeinflussen.

Obgleich mir keine genauen aktuellen Daten über den Anteil von landwirtschaftlich genutzten Arealen an der Gesamtfläche Sri Lankas vorliegen, sei erwähnt, daß diese bereits 1961 etwa 45% ausmachten (Canad. Hunting Survey Corp., zit. in DOMRÖS 1976). Dabei sind in den restlichen 55% noch die Flächenanteile der Binnenseen und Siedlungen eingeschlossen. Die tatsächlichen Werte dürften daher heute (1983) bereits um einiges höher liegen, wobei die Intensität der Nutzung in der Feuchtzone und im Bergland flächenmäßig wesentlich stärker ist als in der Trockenzone. Für 1962 war diese in der Feuchtzone bereits doppelt so hoch wie in der Trockenzone (Daten vom Dept. of Census and Statistics, Sri Lanka, zit. in DOMRÖS 1976).

Diese damit in Zusammenhang stehenden Umstrukturierungen betreffen natürlich gleichermaßen wie die Flora auch die Fauna Sri Lankas, auf die im folgenden kurz eingegangen werden soll.

Von den 553 bekannten Arten von Inland-Vertebraten, d.h. 59 Fisch-, 34 Amphibien-, 138 Reptilien-, 237 Brutvogel- und 85 Säugerarten, sind 132 (=24%) endemisch (CRUSZ & NUGALIYADDE 1978). Der größte Teil dieser Endemiten ist in seinem Vorkommen auf die Feuchtzone und das Bergland beschränkt.

Wie auch bei der Flora sind die Ähnlichkeiten in systematischer Hinsicht mit der Fauna der Indischen Halbinsel am stärksten ausgeprägt (DARLINGTON 1957, DERANIYAGALA 1940). Von den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten wären hier *Calotes calotes* und *C. versicolor* zu nennen und als weitere Beispiele der Reptilienfauna der Bindenwaran (*Varanus salvator*) und das Chamäleon (*Chamaeleo zeylanicus*), die alle sowohl in Indien als auch in Sri Lanka vorkommen.

Natürlich gibt es auch Formen, die auf der Indischen Halbinsel bzw. nur im S von ihr vorkommen und auf Sri Lanka fehlen. Angaben hierzu finden sich bei CRUSZ (1973), DARLINGTON (1957) und DERANIYAGALA (1942, 1959).

4. Untersuchungsgebiete für die Populationsstudien

4.1. Auswahlkriterien

Aus zeitlichen Gründen war es nicht möglich, detaillierte Populationsuntersuchungen an allen 6 in Sri Lanka vorkommenden Calotes-Arten vorzunehmen. Eine Studie mit den rein baumbewohnenden und sich sehr wahrscheinlich die meiste Zeit im Kronenbereich der Bäume aufhaltenden endemischen Arten *C. ceylonensis* (CEYL), *C. liocephalus* (LIOC) und *C. liolepis* (LIOL) wäre nur unter schwierigsten Bedingungen und mit hohem organisatorischen Aufwand durchführbar gewesen.

Daher wurden die Populationsuntersuchungen nur mit den Arten *C. versicolor* (V), *C. calotes* (CAL) und der endemischen Art *C. nigrilabris* (NIGR) vorgenommen.

V und CAL schienen sowohl sympatrisch als auch allopatrisch vorzukommen. Beide Alternativen sollten bei der Auswahl der Untersuchungsgebiete berücksichtigt werden.

Zudem sollten die Areale in möglichst unterschiedlichen Höhen- bzw. Klimazonen liegen, um Anhaltspunkte über das Ausmaß an Variabilität in der Populationsstruktur und der Dynamik der Populationen zu bekommen.

Die Gebiete durften andererseits nicht zu weit voneinander entfernt sein, um zeitliche Verzögerungen durch lange und beschwerliche Anfahrten zu vermeiden. Daher wurde auch kein Gebiet aus der Trockenzone hinzugenommen. Alle Gebiete mußten großemäßig so beschaffen sein, daß genügend Tiere dort vorkamen, d.h., daß ein Areal die Territorien bzw. Streifgebiete (Home Ranges) mehrerer Echsen beinhalten mußte. Weiterhin mußten die Stichprobenahmen in einem relativ kurzen Zeitraum durchgeführt und jeweils pro Tag abgeschlossen werden können.

Dies war nicht nur erforderlich, um das geplante Arbeitspensum bewältigen zu können, sondern auch notwendige Voraussetzung für eine erfolgreiche Durchführung der Markier-Wiederfang-Versuche, nämlich insofern, als die für die Stichprobenahme aufgewandte Zeit relativ gering in Relation zum gesamten Untersuchungszeitraum sein muß (vgl. etwa BEGON 1979).

Im Gebiet Othnapitiya, in dem nur die Art V vermutet wurde und auch zu Beginn der Arbeiten als einzige Art festgestellt wurde, stellte sich jedoch im Verlauf der weiteren Arbeiten heraus, daß dort - wenn auch nur relativ selten - ebenso CAL vorkam.

Da eine erneute Suche nach einem Ersatzgebiet, in dem auch noch die bereits in Othnapitiya durchgeführten Vorarbeiten, wie die Abgrenzung des Areals und die Auswahl und Kennzeichnung von Geländemarken, nochmals sehr viel Zeit in Anspruch genommen hätte, wurde darauf verzichtet, ein Untersuchungsgebiet mit in die Arbeiten einzubeziehen, in dem V allopatrisch war.

Die Art NIGR wurde nie gemeinsam mit einer der anderen beiden Arten angetroffen, für sie wurde ein Untersuchungsgebiet im Hochland ausgewählt (Nuwara Eliya = N'Eliya).

Insgesamt wurden somit vier Gebiete genauer untersucht, jeweils eines mit nur einer Art (NIGR bzw. CAL) und zwei, in denen CAL und V sympatrisch vorkamen, wobei CAL in einem davon, nämlich Othnapitiya, seltener war (vgl. Tab.1).

4.2. Lage, Größe und Klima

Die Lage der Untersuchungsgebiete auf der Insel Sri Lanka ist Abb.1 zu entnehmen, die zugehörigen Klimadiagramme sind in Abb.2 dargestellt.

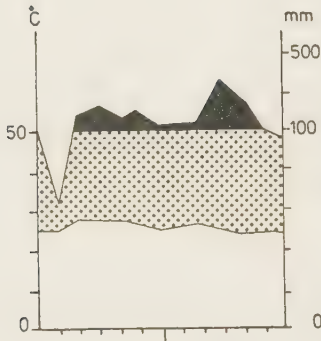


Abb. 1. Lage der Untersuchungsgebiete (schwarze Dreiecke).

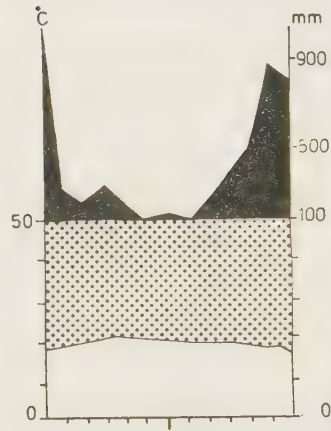
1 = Corbet's Gap (GC), 2 = Ranawana (GR), 3 = Othnapitiya (GO), 4 = N'Elia (GN). I, II, III = 1., 2. und 3. Rumpfläche (vgl. Abschn. 3.).

Gestrichelt: Grenze der Feuchtzone (WZ). Zur Orientierung eingezeichnete Orte (v. N nach S): J = Jaffna, M = Insel Mannar, T = Trincomalee, K = Kandy, C = Colombo, N = N'Elia.

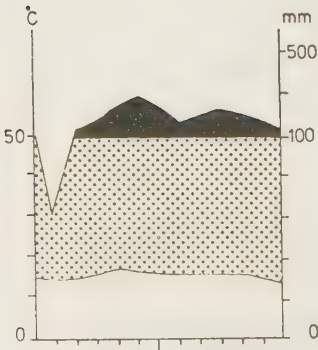
PATHREGALLE



ST. MARTIN'S UPPER



NUWARA ELIYA



KANDY

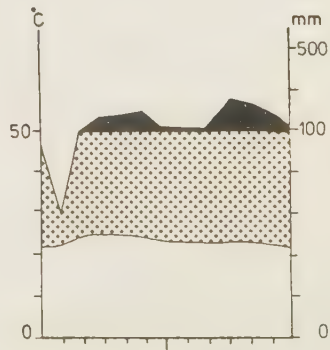


Abb. 2. Klimadiagramme (nach WALTER 1957) für die Untersuchungsgebiete. Abszisse: Monate (längster Strich in der Mitte = Juli). Ordinate: Temperatur bzw. Niederschlagsmenge, ein Teilstrich = 10 °C bzw. 20 mm Regen. Skala oberhalb der 100 mm Regenfallgrenze verkleinert. Untere Kurve = Temperatur, obere Begrenzung = Niederschlagsmengen. Daten von MUELLER-DOMBOIS & SIRISENA (1968). Klimastationen und zugehörige Untersuchungsgebiete: Pathregalle = GO, St. Martin's Upper = GC, Nuwara Eliya = GN, Kandy = GR.

Einige wichtige Kenndaten über die Untersuchungsgebiete sind in Tab.1 zusammengefaßt.

Tab. 1. Lage und Größe der Untersuchungsgebiete. Klimazonen nach WIJESINGHE (1979). WZ = Wet Zone, IZ = Intermediate Zone. UP, MID, LOW = Up country etc.

Gebiet	Höhe (mNN)	Zone	Fläche (ha)	Primär- Vegetation	Unters. Arten
N'Eliya	1900	WZ UP	0.95	Nebelwald	NIGR
Corbet's Gap	1200	IZ/WZ UP	0.41	Bergwald	CAL
Othnapitiya	120	WZ LOW	0.69	Flachland- Regenwald	V CAL
Ranawana	485	WZ MID	0.67	Submontane Wälder	V CAL

Für die Flächenberechnung von Ranawana wurde nur der "Straßenteil" herangezogen (vgl. Abb.6).

Bei der hier vorgenommenen Auswahl sind, abgesehen von der Trockenzone, alle wichtigen geomorphologischen Einheiten Sri Lankas berücksichtigt, nämlich die Feuchtregion des SW der Insel im Bereich der untersten Rumpffläche (Othnapitiya), die 2.Rumpffläche als Teilstruktur des Zentralen Berglandes (Ranawana), die 3.Rumpffläche mit dem Gebiet N'Eliya ebenso wie die im NE Kandys gelegenen, vom Zentralmassiv isolierten Knucklesberge (Corbet's Gap).

Die hier ausgewählten Gebiete weisen alle einen stark anthropogenen Charakter auf. Da jedoch Primärbiotope kaum zugänglich sind und Populationsuntersuchungen auf Grund deren Vegetationsstruktur nur sehr schwer - wenn überhaupt - möglich sind (vgl. Abschn. 4.1.), konnte nur in besser begehbaren Arealen gearbeitet werden. Darüberhinaus kommen die Arten, die für die vorliegende Studie als besonders geeignet erschienen, auch (NIGR) bzw. nahezu ausschließlich (CAL u. V) in stark vom Menschen beeinflussten Habitaten vor. Derartige Gebiete sind flächenmäßig zu einem hohen Prozentsatz, insbesondere in der Feuchtzone und im Bergland vertreten (vgl. Abschn. 3.). Folglich kann die Auswahl der Untersuchungsgebiete durchaus als repräsentativ angesehen werden. Das gilt sowohl für die Häufigkeit des Vorkommens der dortigen Habitattypen auf der gesamten Insel als auch für die Biotope, in denen die bearbeiteten Arten in Sri Lanka zu finden sind (vgl. Abschn. 6.6.).

4.3. Einzelbeschreibungen der Gebiete

N'Eliya

N'Eliya liegt in ca. 1900 mNN Höhe, etwa 180 km östlich der Hauptstadt Colombo, auf einem Hochplateau, dessen Berge mit dem höchsten Gipfel Sri Lankas, dem Pidurutalagala, bis auf über 2500 m ansteigen. Das eigentliche Untersuchungsgebiet, im folgenden als "GN" abgekürzt (Abb. 3), war etwa 500 m (Luftlinie) südöstlich vom Ort N'Eliya gelegen, zwischen der Straße von N'Eliya nach Welimada und einer Reit-Rennbahn. Die Jahresmitteltemperatur beträgt in diesem Gebiet 15.4 °C (vgl. Abb.2), wobei die jährliche Temperaturamplitude der Monatsmittel nur 2.4 °C umfaßt (n. DOMRÖS 1976).

Wesentlich stärker sind die täglichen Temperaturunterschiede, die bis zu maximal 25-30 °C betragen können.

Die mittlere jährliche relative Luftfeuchte beträgt 85 % (Untersuchungszeitraum 1931 - 1960), die jahreszeitlichen mittleren Minima bzw. Maxima liegen dabei zwischen 78 % (Mittel für den Monat März) und 87 % (Juni-, Juli-Mittel).

Bis vor etwa 150-200 Jahren ist das gesamte Gebiet um N'Eliya noch mit Nebelwald bewachsen gewesen, von dem heute nur noch in den höheren Lagen bzw. in Naturschutzgebieten Restbestände vorzufinden sind.

Die Hauptveränderungen in der Vegetation waren durch den Teeanbau im Bergland Sri Lankas und durch die damit verbundene Zunahme der Bevölkerungsdichte in diesen Gebieten verursacht worden.

Dementsprechend war auch die Vegetation im Untersuchungsgebiet rein anthropogener Natur. Sie setzte sich zusammen aus einer Krautschicht, die nahezu ausschließlich aus Gras und dem Exoten *Aristea eckloni* (Iridaceae) bestand, einer Strauchschicht mit nahezu vollständiger Dominanz von Stechginster (*Ulex europaeus*) und einer schwach ausgebildeten Baumschicht aus einzeln stehenden Zypressen (*Cupressus macrocarpus*) sowie wenigen Kiefern (*Pinus patula*).

Als Vertreter der ehemaligen Primärvegetation waren vereinzelt Exemplare des Farnbaums (*Cyathea crinata*), der Lauracee *Neolitsea fuscata* und des Rhododendrons (*Rhododendron zeylanicum*) anzutreffen.



Abb.3. Gebietskarte von N'Elia (GN).

- - - - = Gebietsgrenze im N, daran anschließend eine Pferderennbahn.
 w = Grasbewuchs. ↓ = *Aristea* dominierend. ☁ = Nahezu ausschließlich
 Stechginsterbestände. ● = Bäume im Areal. ● = Markierte Bäume.

Corbet's Gap

Das Untersuchungsgebiet Corbet's Gap (Abk.:GC, Abb.4) lag in ca. 1200 mNN in dem vom Zentralen Bergland isolierten Massiv der Knuckles-Berge, in nordöstlicher Richtung von Kandy, ca. 25 km entfernt (Luftlinie). Die Jahresmitteltemperatur beträgt dort etwa 18 °C (Daten von St. Martin's Upper, vgl. Abb.2). Auch hier gilt natürlich, daß die Haupttemperaturschwankungen im tageszeitlichen Rhythmus auftreten, nicht während bestimmter Monate.

Zusätzlicher wichtiger Klimafaktor ist der Wind an dieser Gebirgsscharte (Gap !), der zum einen Feuchtigkeit in Form von Nebel mit sich bringt, der aber auch, v.a. während der trockeneren Monate, von Mitte April bis September, eine stark austrocknende Wirkung auf die Vegetation hat.

Das Gebiet war bis vor etwa 20 Jahren noch als Teeplantage genutzt worden, wurde jedoch seitdem nicht mehr bearbeitet, so daß sich die Vegetation zusammensetzte aus

- Elementen aus dieser Periode des Teeanbaus
- Späteren Besiedlern aus der Umgebung des Gebietes, die entweder durch den Menschen dort eingeschleppte bzw. dort angebaute Pflanzen sein konnten oder Pflanzen, die durch Ausbreitung von den umliegenden Bergwäldern in das eigentliche Untersuchungsareal gelangt waren.

Demgemäß war der Zustand der Vegetation während der Arbeiten ein Zwischenstadium in der Sukzessionsreihe zur Klimax Bergwald (Doona-Calophyllum-Syzygium Serie nach GAUSSEN et al. 1968).

Eine genauere Untergliederung dieser Waldformationstypen findet sich bei DeROSAYRO (1958) und WERNER (1982).

Restbestände ursprünglicher Bergwaldelemente ließen sich noch im südöstlichen Teil des Gebietes feststellen, in den anderen Teilen waren lediglich vereinzelt Jungbäume zu finden (vgl. Abb.4).

Von diesem Fleck im SE abgesehen, fehlte also eine Baumschicht im Areal, selbst der flächenmäßig sehr geringe Anteil des Teils, der mit Bäumen bestanden war, hatte auf Grund seiner Höhe (Ø etwa 3-4 m) eher strauchartigen Charakter.

Die Strauchschicht bestand hauptsächlich aus *Pupula* (*Microglossa zeylanica*, Compositae), Teesträuchern (*Camellia sinensis*, Theaceae), *Nellu* (*Strobilanthes* spp., Acanthaceae), *Osbeckia* spp. (Melastomaceae), *Hedyotis* spp. (Rubiaceae), *Dool* (*Debregeasia longifolia*, Urticaceae), sowie *Rubus* spp.

In der Krautschicht dominierte das Mana-Gras (*Cymbopogon confertiflorus*, Gramineae).

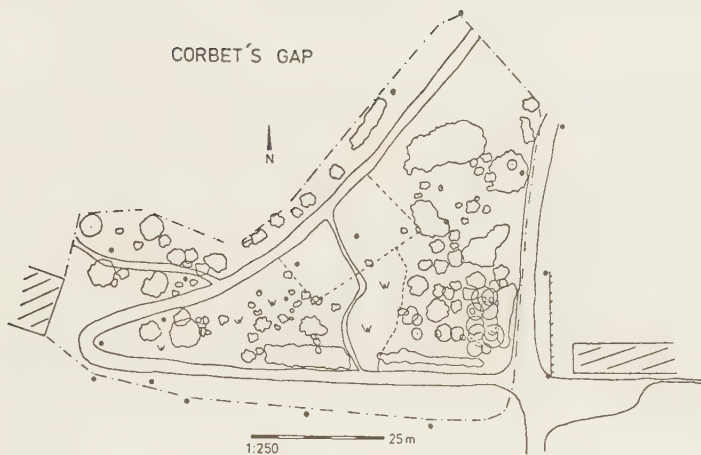


Abb.4. Gebietskarte von Corbet's Gap (GC).

- - - - = Gebietsgrenze. /// = Gebäude. Ø = Bäume mit maßstabgerechtem Kronendurchmesser. w = Mana-Gras dominierend. ☼ = Sträucher. Gestrichelte Linie in N-S-Richtung = Grenze des im W hauptsächlich mit Mana-Gras (*Cymbopogon confertiflorus*) bewachsenen Gebietsteils. Gestrichelt umgrenztes Rechteck = Nur mit niedriger Vegetation bedeckter Teil (Gras + Farne am häufigsten). ● = Markierte Referenzpunkte. Areal nach W und N teilweise stark nach unten geneigt.

Othnapitiya

Das Gebiet Othnapitiya (Abk.: GO, Abb.5) lag in 120 mNN, ca. 56 km (Luftlinie) nordöstlich von Colombo, etwa 3 km südlich der Hauptstraße Colombo - Kandy in der Höhe des Ortes Nelundeniya (s. Abb.1).

Typisch für das Flachland im SW der Insel Sri Lanka liegen die Temperaturwerte hier wesentlich höher als bei den bereits beschriebenen Gebieten ($\phi = 27^{\circ}\text{C}$).

Die Niederschlagsmenge und jahreszeitliche Verteilung wird hauptsächlich durch den SW-Monsun bestimmt, der von Mai bis September weht. Entsprechend fallen die trockensten Monate in die Jahreszeit von Dezember bis Februar (vgl. Abb.2).

Das Untersuchungsgebiet stellte einen Ausschnitt aus einem größeren intensiv landwirtschaftlich genutzten Gebiet dar; Hauptanbauprodukte waren Reis und Gummibäume.

Das eigentliche Areal, in dem die Arbeiten durchgeführt wurden, lag am Rand von Reisfeldern und bestand vorwiegend aus Gärten, die durch Hecken voneinander abgetrennt waren und in denen hauptsächlich Obst- und Fruchtbäume angepflanzt worden waren oder aber es handelte sich um Mischanbauflächen mit Kokospalmen und Bananen. Es wurden auch zahlreiche Gewürzpflanzen angebaut. Insgesamt war der Bestand hier lockerer als in Ranawana, dem von der Vegetationsstruktur und -zusammensetzung her sehr ähnlichen Gebiet.

Wie lange dieses Areal bereits in dem Zustand gewesen war, den es während der Untersuchungen aufwies bzw. wann die dort ehemals vorherrschenden Bestände an Flachland-Regenwald gerodet worden waren, ließ sich nicht ermitteln. Vereinzelt waren noch Vertreter dieser einstigen Regenwald-Vegetation anzutreffen.

Ranawana

Ranawana (Abk.: GR, Abb.6) lag in 485 mNN, etwa 8 km nordwestlich von Kandy, gehört also dem Zentralen Bergland an. Entsprechend der Höhenlage ist es dort kälter als in Othnapitiya; die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 24.5°C (vgl. Abb.2). Die Tag/Nacht-Temperaturamplitude ist ebenfalls wesentlich größer als im Flachland.

Die Vegetation ähnelte in ihrer Struktur sehr der in GO, auch hier beherrschten Reisfelder, allerdings außerhalb des Areals, und Gärten das Bild von der Vegetation.

Im Gegensatz zu GO ließ sich das Areal in Ranawana in zwei sehr verschiedene Teile untergliedern, nämlich einerseits in die auf der straßenzugewandten Seite der Häuser gelegenen Gärten und andererseits die Baumanpflanzungen auf der straßenabgewandten Seite, hauptsächlich bestehend aus Kokospalmen (*Cocos nucifera*, Palmae), Arika-Palmen (*Areca catechu*, Palmae), Kakaosträucher (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae) und Kaffeeepflanzen (*Coffea arabica*, Rubiaceae) sowie zahlreichen Obst- und Fruchtbäumen.

In diesem Teil fehlte eine ausgeprägte Strauchschicht völlig, Bäume und Kräuter bestimmten vielmehr Vegetationszusammensetzung und -struktur.

In den Gärten hingegen fanden sich nur vereinzelt, meist niedrige Bäume und vorwiegend Kräuter und Sträucher, die das wohl wichtigste Strukturelement für die Echsen, nämlich die Hecken, bildeten.

Auf Grund des intensiven Anbaus von Nutz- und Dekorationspflanzen war hier, ebenso wie in Othnapitiya, ein relativ hoher Anteil an exotischen Pflanzen am Gesamtspektrum der dort vorkommenden Vegetationselemente zu verzeichnen.



Abb. 5. Gebietskarte von Othnapitiya (GO).

- - - - = Gebietsgrenze. /// = Gebäude. ● = Markierte Bäume. ~ = Hecken.
PO₁ = lockerer Mischbestand aus Palmen und Obst- bzw. Fruchtbäumen.
~ = Brunnen.

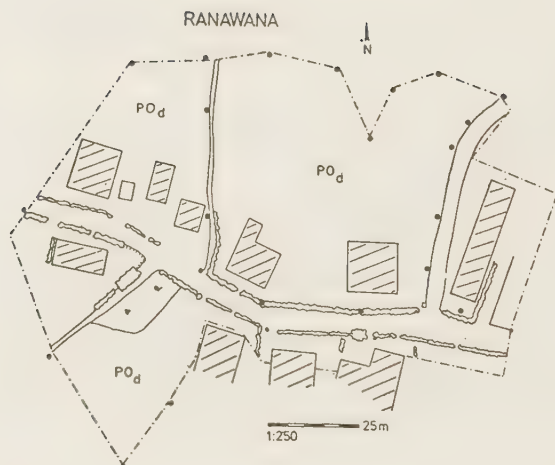


Abb. 6. Gebietskarte von Ranawana (GR).

----- = Gebietsgrenze. /// = Gebäude. • = Markierte Bäume. ~ = Hecken.
 PO_d = dichter Mischbestand aus Palmen und Obst- bzw. Fruchtbäumen.

5. Methodik

5.1. Freilanddaten

5.1.1. Methodik der Vegetationserfassung

Auf Grund der hohen Artenvielfalt an Pflanzen in tropischen Gebieten, was - abgesehen von dem relativ artenarmen Gebiet N'Eliya - für alle Untersuchungsflächen galt, war es nicht möglich, eine vollständige Erfassung des Raum-Zeit-Musters der Vegetation vorzunehmen.

Dies war hauptsächlich durch zwei Gründe bedingt, nämlich einmal war es enorm schwierig, die Krautschicht, also den bodennahen Pflanzenbewuchs, artenmäßig vollzählig zu erfassen, zum anderen wäre es nötig gewesen, jahreszeitliche Fluktuationen im Auftreten bestimmter Arten einschließlich der anthropogenen Beeinflussungen zu berücksichtigen.

Da die Vegetationserfassung erhebliche Störungen für die Echsenpopulationen zur Folge gehabt hätte, wurde sie erst nach Abschluß der Stichprobennahmen, im Frühjahr 1980, durchgeführt.

Dabei wurde, ausgehend von den Bezugsmarkierungen (Bäume, Hauswände etc.), die zur Messung der Aufenthaltsorte der Tiere in den Untersuchungsgebieten dienten (vgl. Abschn. 6.4.3.), jeweils mit Kompaß und Maßband die Position sämtlicher Bäume und Sträucher gemessen. Für die Bäume wurden darüberhinaus Stammdurchmesser, Höhe und Kronendurchmesser festgestellt.

Bei Bäumen, die höher als 3 m waren, wurden die beiden letzten Parameter geschätzt. Zur Überprüfung der Schätzgenauigkeit wurden gelegentlich Kontrollmessungen mit einem Kompaß mit eingebautem Höhenmesser vorgenommen.

Für Sträucher wurden der durchschnittliche Radius sowie die Höhe erfaßt. Im Falle von Heckenstrukturen wurde jeweils ein Mittelwert für Höhe und Breite sowie die Länge von mehr oder weniger homogen strukturierten Abschnitten angegeben. Auch wurden Beginn und Ende der Hecke im Gebiet festgestellt, um eine möglichst optimale Annäherung an die meist quaderförmige Struktur zu gewährleisten.

Kräuter wurden nur dann quantitativ erfaßt, wenn sie flächig mindestens mehrere Quadratmeter Boden bedeckten. Handelte es sich um Mischbestände aus verschiedenen Arten, so wurden davon diejenigen registriert, die einen geschätzten Biomasse-Anteil von mindestens 5 % ausmachten.

Waren Kräuter oder niedrige Sträucher bestandbildend und flächendeckend ausgebildet, so wurde, wie auch bei den Einzelsträuchern, eine durchschnittliche maximale Höhe und, als Annäherung an einen Kreis, ein Mittelwert für den Durchmesser des betreffenden Vegetationsflecks angegeben.

Die wissenschaftlichen Namen der weniger bekannten Pflanzen wurden meist über die singhalesische Bezeichnung ausfindig gemacht (unter Benutzung von BANDARANAYAKE et al. 1974, DeFONSEKA & VINASITHAMBY 1971, FERNANDO 1954, GUNAWARDENE 1968, PULIMOOD & JOSHUA 1941).

In Fällen, wo dies nicht möglich war, wurden die betreffenden Pflanzen bzw. Teile davon gesammelt, etikettiert und ins Dept. of Botany der Universität Peradeniya zur Bestimmung gegeben.

Die Tatsache, daß es kaum brauchbare Bestimmungsliteratur gab und daß in den Gebieten viele eingeführte Pflanzen vorkamen, erschwerte oft eine genaue Feststellung der Artnamen.

Außerdem konnten manche Exemplare nur grob bestimmt werden, da nur vegetative Teile zur Verfügung standen. Dies betraf einige der Jungbäume in Corbet's Gap.

Für jedes Gebiet wurde eine Liste mit den Art- bzw. Gattungsnamen der gefundenen Pflanzen angelegt, die während der Kartierungsarbeiten laufend auf Vollständigkeit und Fehlerfreiheit geprüft wurde. Die festgestellten Artenzahlen sind, nach Strukturelementen aufgegliedert, in Tab.2 zusammengefaßt.

Tab. 2. Übersicht über die Artenzahlen aus den Untersuchungsgebieten. Kraut = Kräuter, inkl. Farne und Gräser. Sonst. = Kletterpflanzen und Epiphyten.

Gebiet	Baum- schicht	Strauch- schicht	Kraut- schicht	Sonst.	Summe
GN	6	8	9	1	24
GC	25	32	40	8	105
GO	74	32	57	38	201
GR	69	34	40	26	169

5.1.2. Markier-Wiederfang-Technik

5.1.2.1. Freilanduntersuchungen

5.1.2.1.1. Stichprobennahmen

Bei den Stichprobennahmen in den einzelnen Gebieten wurde das gesamte Areal jeweils in 3- bis 4-wöchigen Abständen (s. Tab.10) einmal sorgfältig nach Echsen abgesucht.

Die Stichprobennahmen wurden am frühen Morgen begonnen. In Corbet's Gap, Othnapitiya und Ranawana konnten diese im Laufe eines Tages abgeschlossen werden, in N'Eliya wurden bis zu maximal 3 Tage benötigt.

Nach Ankunft in den Gebieten wurden Luftdruck, Temperatur, relative Feuchte und Bewölkung (in Zehntel) gemessen. Besondere Wetteränderungen wurden eigens registriert. Im Normalfall wurden diese Klimadaten mittags und abends bzw. nach Abschluß der Arbeiten eines Tages erneut erfaßt.

Bei jeder Stichprobennahme wurde versucht, möglichst viele Tiere zu markieren. Dazu wurden diese mit einer Nylonschlinge gefangen, individuell markiert (s.u.) und an der Stelle, wo sie zuerst gesehen wurden, wieder freigelassen.

Im weiteren Verlauf wurden die Echsen, um zu häufige Störungen zu vermeiden, nur dann (erneut) gefangen, wenn

- a) ein Tier ohne bzw. mit nur noch schlecht erkennbaren Farbmarkierungen angetroffen wurde oder
- b) ein Tier schon länger, d.h. länger als 4 Wochen oder seit mehr als 2 vorhergehenden Stichprobentagen, nicht mehr vermessen worden war.

Die Daten von Tieren, die nicht gefangen werden konnten, wurden gesondert registriert. Sie konnten zwar naturgemäß nicht für die Populationsgrößen-schätzungen herangezogen werden, sie lieferten aber wichtige ergänzende Informationen über Aktivitäten und die Mikrohabitatnutzung.

Eine zusammenfassende Übersicht über die Markier-Wiederfang-Versuche ist in Tab.10 gegeben.

5.1.2.1.2. Markiertechnik

Es wurden insgesamt 3 verschiedene Arten der Markierung angewandt.

1. Schwanzmarkierung mit Klebeband

Für diese Art der Markierung wurde ein Klebeband hufeisenförmig von dorsal an der Schwanzbasis der Tiere angebracht. Auf jeder Seite wurde die entsprechende Markiernummer mit wasserfestem schwarzen Filzschreiber geschrieben.

Diese Methodik sollte ursprünglich eine permanente Markierung der Echsen ermöglichen. Nachdem jedoch bereits während der Anfangsphase der Arbeiten dieses Klebeband bei manchen Tieren nicht sehr lange hielt, wohl meist durch die hohe Luftfeuchtigkeit oder durch Regenperioden bedingt, mußte ein anderes Verfahren zur dauerhaften Kennzeichnung eingeführt werden (s.u.).

Da sich das Klebeband jedoch in vielen Fällen, v.a. für ein schnelles Erkennen der Markier-Nummer, wenn die daneben verwendeten Farben nicht oder nur noch teilweise erkennbar waren, als sehr brauchbar erwiesen hatte, wurde es zusätzlich auch im Verlauf der weiteren Markier-Arbeiten verwendet.

2. Farbmarkierung mit Tipp-Ex

Dieses Verfahren der Markierung diente zur individuellen Unterscheidung der Tiere im Gelände mit bloßem Auge bzw. mit dem Fernglas.

Da die Farben mit der Häutung verloren gingen, konnte diese Technik nur zur temporären Markierung dienen, die bei Verlust stets erneuert werden mußte.

Insgesamt wurde mit 6 verschiedenen Tipp-Ex-Farben gearbeitet. Es wurde ein Markier-Code verwendet, bei dem jeder Farbe eine Ziffer zugeordnet wurde.

Die Farbpunkte wurden beidseitig in der Halsregion der Echsen angebracht. Mit den benutzten 6 Farben und maximal 3 Farbpunkten pro Tier waren 258 verschiedene Kombinationen möglich.

3. Markierung durch Abschneiden von Kammschildern

Um die Tiere permanent und individuell zu markieren, wurden mit einer Nagelschere Schilder aus ihrem Rückenkamm ausgeschnitten. Kombinationen von bis zu maximal 4 abgeschnittenen Schildern ermöglichten es auch in N'Eliya, dem Gebiet, wo am meisten Echsen markiert wurden, jeder von ihnen eine eigene Markiernummer zu geben.

Lediglich bei sehr kleinen Tieren mußte wegen des gelegentlich zu schwach ausgeprägten Rückenkammes die Methode der Zehenamputation angewandt werden (Beschreibung der Methodik beispielsweise bei BLAIR 1960 oder TINKLE 1967).

In den seltenen Fällen, in denen auch die Kammschilder-Markierung kein eindeutiges Wiedererkennen bestimmter Echsen ermöglichte, wurden die Tiere an Hand der anderen über sie vorliegenden Daten, i.e. Geschlecht, Ort, Körpergröße, Schwanzlänge etc. identifiziert. Diese Methode hatte sich bereits bei Skinken als sehr brauchbar erwiesen (BROOKS 1967).

5.1.2.2. Auswertung der Freilanddaten

Nachdem mehrere Modelle für die Auswertung von Markier-Wiederfang-Versuchen zur Verfügung standen, stellte sich zunächst die Frage, welches davon sich für die Analyse der vorliegenden Daten am besten eignen würde.

Eine erste Eingrenzung der Möglichkeiten ergab sich dadurch, daß es sich bei den Populationen in den Untersuchungsgebieten um offene Populationen handelte, d.h. Migrationsprozesse bzw. Natalität und Mortalität mußten berücksichtigt werden.

Zunächst kamen daher nur die Modelle von FISHER & FORD (1947), JOLLY (1965) und MANLY & PARR (1968) in Frage.

Die Annahmen, die ihnen jeweils zugrunde liegen, sind in Tab.3 zusammengestellt.

Tab. 3. Vergleich der Voraussetzungen für die Anwendbarkeit der Modelle von FISHER & FORD (1947), JOLLY (1965) und MANLY & PARR (1968). + = Vor. muß erfüllt sein. ϕ_i = Überlebensrate. Cp = Fangwahrscheinlichkeit.

Voraussetzung	Fisher/Ford	Jolly	Manly/Parr
1. Zufallsstichproben	+	+	+
2. Markieren hat keinen Einfluß auf ϕ_i u. Cp	+	+	+
3. ϕ_i unabhängig v. Alter der Tiere	+	+	
4. ϕ_i ist + konst. wd. d. Untersuchungszeitraums	+		

Auf Grund der für die Juvenilen errechneten Wiederfangquoten und der Werte für die durchschnittliche Aufenthaltsdauer in den Gebieten (vgl. Tab.13) lag die Annahme nahe, daß die Überlebensraten bzw. die Migrationsraten - eine Trennung von Immigration und Natalität bzw. Emigration und Mortalität ist a priori nicht möglich - bei den Jungtieren von denen der Adulten wesentlich verschieden sind.

Simulationsversuche von MANLY (1970) hatten gezeigt, daß gerade bei hoher Juvenilen-Mortalität die Manly/Parr-Methode die geeignetste von den hier aufgeführten ist. Diese erschien daher auch für die Auswertung der vorliegenden Daten am besten geeignet zu sein.

Eine ausführliche Zusammenstellung der hier relevanten Gleichungen des Manly/Parr-Modells findet sich im Anhang.

Eine wichtige Größe zur Beurteilung der Güte der einzelnen Schätzwerte für die Populationsgrößen wäre der Konfidenzbereich. BLOWER et al. (1981) geben eine Gleichung zur Berechnung von Varianzen für die Schätzwerte von Populationsgrößen an, die mit dem Modell von MANLY & PARR (1968) errechnet worden sind.

Bereits MANLY (1970,1971) und ROFF (1973a,1973b) hatten darauf hingewiesen, daß die Anwendung derartiger Gleichungen zu Varianzen bzw. Standardfehlern führt, die keine Aussagekraft besitzen, weil sie hoch positiv mit den entsprechenden Schätzwerten für die Populationsgrößen (hier abgekürzt: Ni-Werte) korreliert sind. Die Folge davon ist, daß niedrige bzw. zu niedrige Schätzwerte dadurch als scheinbar genauer erscheinen.

Dies konnte auch im vorliegenden Fall bestätigt werden, nämlich insofern als alle mit der von BLOWER et al. (1981) angegebenen Gleichung errechneten Varianzen für die Ni-Werte, ausgenommen für N'Eliya ($r = 0.46$, $p > 0.05$), hoch signifikant mit den entsprechenden Ni-Werten korreliert waren (Korrel.-Koeff. zw. 0.75 u. 0.91).

Deshalb wurden keine Standardabweichungen in Abb.10 eingezeichnet.

5.1.3. Morphologische Parameter

Es wurden zwei Gruppen von unterschiedlich zu bewertenden morphologischen Parametern erfaßt, nämlich das Gewicht der Tiere und Körperabmessungen einerseits sowie die wachstumsunabhängigen Pholidose-Merkmale andererseits. Je nach benutzter Auswertemethodik wurden beide Meßwertgruppen entweder getrennt oder gemeinsam betrachtet bzw. Auswertungen mit allen Kombinationsmöglichkeiten durchgeführt, wie etwa bei den Diskriminanzanalysen (s. Abschn. 6.7.4. u. 6.8.).

5.1.3.1. Gewicht und Körperabmessungen

Das Gewicht der Tiere wurde mit einer Waage auf $\pm 1g$ genau bestimmt. Bis auf die Schwanzlänge, die mit einem Maßband und dem Orbit- ϕ , der mit einer Meßlupe festgestellt wurde, wurden alle Körperabmessungen mit einer Schublehre gemessen (Genauigkeit $\pm 0.1 \text{ mm}$). Die einzelnen Parameter sind in Tab.4 zusammengestellt.

Während der Markier-Wiederfang-Versuche in den Untersuchungsgebieten wurden aus Zeitgründen bei den jeweils gefangenen Tieren nur das Gewicht, SVL, TAIL und SG vermessen. Diese Daten dienten als Anhaltspunkte für das Wachstum der Echsen bzw. für Größe und Gewicht aller jeweils in den Gebieten markierten Tiere. Aus Mehrfachmessungen an öfters gefangenen markierten Echsen konnten zudem Hinweise auf den individuellen Wachstumsverlauf gewonnen werden.

Alle Parameter in Tab.4 und Tab.5 wurden für die im Rahmen der geographischen Variation untersuchten Tiere vermessen, also sowohl an Lebendmaterial von den ausgewählten Fundorten, als auch an Museumsmaterial. Darin sind auch Stichproben aus den Untersuchungsgebieten enthalten. Die entsprechenden Tiere wurden nach Abschluß der Markierarbeiten gefangen und vollständig vermessen.

Tab. 4. Untersuchte Körperabmessungen. d, l, v = Messung von dorsal, lateral, ventral.

Abkürzung	Bedeutung	Definition
SVL	Kopf-Rumpf-Länge	Schnauzenspitze - Kloake (v)
TAIL	Schwanz-Länge	Kloake - Schwanzspitze (v)
HL	Kopf-Länge	Schnauzenspitze - Masseterende (l)
HWIDTH	Kopf-Breite	Breitste Stelle des Schädels zwischen Orbit u. Tympanum (d)
PILEUS	Pileus-Länge	Schnauzenspitze - 1.Rückenkammschild (d)
ORBIT	Augenhöhlen-Ø	
SNOUT	Schnauzen-Länge	Schnauzenspitze - letztes Sublabialschild (l)
SG	Achsel-Leiste	Achsel - Ansatzstelle d. Oberschenkels (d)
TAILWI	Schwanzbreite	Schwanzwurzelbreite ca. 5 mm vor der Mitte d. Kloake (d)
O1	Oberarm	Schulter - Ellbogen (l)
U1	Unterarm	Ellbogen - Mittelfingeransatzstelle (l)
H	Fingerlänge	Länge des 3. Fingers (d)
TOTARM	Armlänge	O1 + U1 + H
O2	Oberschenkel	Analog O1 (d)
U2	Unterschenkel	Analog U1 (d)
F	Fußlänge	Ferse - Krallenansatz d. 4. Zehe (l)
TOTFUS	Hinterbeinlänge	O2 + U2 + F

5.1.3.2. Beschilderungsmerkmale (Pholidose)

Da Pholidose-Merkmale im allgemeinen im Freiland nur unter erheblichem Zeitaufwand gemessen werden können, wurden sie nur bei den Tieren ermittelt, an denen auch sämtliche Körperabmessungen vorgenommen wurden (s.o.).

Die Schilder wurden mit dem bloßen Auge oder mit einer Lupe gezählt. Die Beschilderungsrichtung an der Körperseite (SCALES) wurde mit einem Vollkreiswinkelmesser ermittelt, wobei 360° (bzw. 0°) senkrecht zur Körperlängsachse angelegt wurden (linke Körperseite, Messung im Uhrzeigersinn). Ein Wert von 90° bedeutete demzufolge, daß die Schilder reihen genau parallel zur Körperlängsachse verliefen, wobei die Spitzen der Schilder dann nach caudal zeigten, was häufig bei CEYL der Fall war.

Eine Zusammenstellung der gemessenen Pholidose-Parameter findet sich in Tab.5.

Tab. 5. Untersuchte Beschilderungsmerkmale.

Abkürzung	Bedeutung	Definition
SCALES	Beschilderungsrichtung a. d. Körperseite	Abweichung (in Grad) der lateralen Rumpf-Schilderreihen von der Achse dorsal nach ventral (Erläut. i. Text)
SPING1	1.Dornengruppe	Anzahl stachelförmiger Schilder der 1. Gruppe (a. Kopf)
SPING2	2.Dornengruppe	analog SPING1, nur 2., weiter cau- dal gelegene Gruppe
SUP	Supraciliaria	Schilder zw. Nasale und letztem Schild der Superciliarkante
SULA	Supralabialia	Anz. rechteckiger Schilder zw. Rostrale u. Mundwinkel
SUBLA	Sublabialia	analog SULA, nur Mentale als Anfangspunkt
MID	Schilder um Körpermitte	Körpermitte = $1/2$ SG (s. Tab.4)
MIDV	Ventrale Schil- derreihen	Anz. ventraler Schilderreihen in Körpermitte
FLEGTO	Ventralschilder	Anz. ventraler Schilder zw. Schulter und Kloake in Körpermitte
LAMELLA	Lamellen	Anz. lamellenartig ausgebildeter Schilder auf der Unterseite d. läng- sten (=4.) Zehe
TAILSC	Schwanzschilder	Schilder um Schwanzwurzel

5.1.4. Aktivitäten

Da es nicht Ziel der vorliegenden Studie war, eine Analyse des Raum-Zeit-Musters des Verhaltens vorzunehmen, wurden die beobachteten Aktivitäten der Echsen lediglich in "Grob-Kategorien" eingeteilt. Damit sollte festgestellt werden, welche Aktivitäten am häufigsten beobachtet werden konnten und ob gegebenenfalls interspezifische Unterschiede oder geschlechtsgebundene Verschiedenheiten im Aktivitätsmuster vermutet werden können.

Die Einteilung des Verhaltens in Einzelkomponenten ist Tab.6 zu entnehmen. Auf Grund der oft fließenden Übergänge zwischen den einzelnen Aktivitäten und der Schwierigkeit, manche davon eindeutig zu definieren bzw. zweifelsfrei im Freiland zu diagnostizieren, wurden die Auswertungen nur mit Kategorien durchgeführt, in denen meist mehrere Verhaltensweisen zusammengefaßt wurden.

Nach dem erstmaligen Sichtkontakt mit einem Tier wurde dieses 1 Minute lang beobachtet, wobei alle Aktivitäten registriert wurden. Für die spätere Analyse wurde nur jeweils eine davon notiert, nämlich die "wichtigste". Für deren Festlegung wurden zwei unterschiedliche Kriterien verwendet:

- a) Die zeitliche Dominanz
- b) Prioritäten, die den einzelnen Aktivitätskategorien zugeordnet wurden

Die zeitliche Dominanz konnte nicht als alleiniges Kriterium verwendet werden, da dann sehr schnell ablaufende Vorgänge, wie manche Bewegungen, nie registriert worden wären. Lediglich, wenn nur Verhaltensweisen der Kategorien Ruheverhalten, Sonnenbaden und Beobachten (vgl. Tab.6) festgestellt wurden, erschien es sinnvoll, deren zeitlichen Anteil an der Beobachtung als einziges Auswahlkriterium heranzuziehen.

Die anderen drei Aktivitätskategorien, also die Bewegungen, das Nahrungs- und das Sozialverhalten, wurden stets als wichtiger eingestuft, wenn sie mit den übrigen Verhaltensweisen gemeinsam beobachtet wurden. Innerhalb der ersteren wurde in den wenigen Fällen, in denen mehrere Aktivitäten im Verlaufe einer Registrierung festgestellt wurden, dem Sozialverhalten die höchste, der Nahrungssuche und -aufnahme die zweithöchste und den Bewegungen die niedrigste Priorität zugeordnet. Auf diese Weise ist das Verhalten genauer spezifiziert bzw. in einen funktionellen Zusammenhang eingeordnet ("Zweck der Bewegung").

In allen Fällen, wo die beobachtete Aktivität möglicherweise durch den Untersucher beeinflußt wurde, etwa Fluchtverhalten ausgelöst wurde, wurde keine Registrierung vorgenommen. Auch wurden keine Daten aufgenommen, wenn das Tier nur in Richtung des Beobachters blickte.

Da die untersuchten Echsen Störungen in erster Linie visuell wahrnehmen, konnte davon ausgegangen werden, daß Tiere, die nicht oder nicht ausschließlich den Beobachter anblickten, sich "normal" verhielten.

Da die Echsen in unmittelbarer Nähe des Menschen vorkamen und sich daher eine gewisse Gewöhnung ausgebildet zu haben schien, war eine ungestörte Beobachtung wesentlich leichter als bei vergleichsweise sehr scheuen Tieren möglich.

Tab. 6. Untersuchte Verhaltenskategorien.

Abkürzung	Bedeutung	Definition	Kategorie
RE	Resting	Unbeweglich, Augen geleg. geschlossen, zumindest teilw. im Schatten	Ruheverhalten
S	Sleeping	Wie RE, nur Augen ständig geschlossen	"
B	Basking	Unbeweglich, ganz i.d. Sonne, u.U. Körper abgeplattet	Sonnenbaden
W	Watching	Unbeweglich, nur Augen u./od. Kopf ständig in Bewegung	Beobachten
C	Crawling	Katzenartiges Schleichen bei "geduckter" Körperhaltung	Bewegung
M	Moving	In Bewegung, Bewegung nicht näher spezifizierbar, "normale" Geschwindigkeit	"
RU	Running	Rennend	"
D	Dashing	Gezieltes Rennen (z.B. in Richtung Geschl.-Partner)	"
J	Jumping	Hüpfend	"
FO	Foraging	Beuteobjekt verfolgend	Nahrungssuche
E	Eating	Beuteobjekt fressend	u. -aufnahme
F	Fighting	Kämpfend	Sozialverhalten
HB	Head Bobbing	Kopfnicken	"
PU	Push Up	Auf- und Abbewegung d. Vorderkörpers ("Liegestütz")	"

5.1.5. Mikrohabitat

Unter Mikrohabitat seien im folgenden sowohl der genaue Ort, inklusive der Höhe über dem Boden, an dem ein Tier gesehen wurde, als auch die Umweltstruktur verstanden, auf der es sich aufhielt, wie etwa an einem Baumstamm, am Boden etc.

Entsprechend dieser Definition kann Mikrohabitat etwa dem im Englischen gebräuchlichen Begriff des "Structural Habitat" gleichgesetzt werden, der sich seit langem bei der Untersuchung von ökologischen Fragen mit Echsen als sehr brauchbar erwiesen hat (s.z.B. ANDREWS 1971, JAKSIC et al. 1980, RAND & WILLIAMS 1969).

Zunächst wurde unterschieden, ob eine Echse an Vegetationsteilen oder an anderen Strukturen gesehen wurde. Im letzteren Fall wurde der Name der betreffenden Struktur in abgekürzter Form erfaßt, wie beispielsweise für "Mauer" (=Wall) als Abkürzung WA.

Die Vegetationselemente wurden unterteilt in Kletterpflanze, Farn, Blume, Gras, Boden (bewachsen), Kraut, Strauch und Baum. Diese Einteilung entspricht somit den Wuchsformen der Pflanzen. Die Begriffe wurden für die Auswertung wiederum in Gruppen zusammengefaßt (vgl. Abschn. 6.4.1.).

Die Höhen der Tiere über dem Boden wurden mit einem Maßband gemessen. Für größere Höhen, wo dies nicht mehr möglich war, wurden die Werte entsprechend der bei der Vegetationskartierung angewandten Methodik geschätzt (vgl. Abschn. 5.1.1.).

Die Daten über die Mikrohabitatnutzung stammen einerseits aus den Untersuchungsgebieten - sie wurden für jedes gesehene Tier mit erfaßt - und andererseits von Echsen, die im Rahmen der Analyse der geographischen Variation vermessen wurden (vgl. Abschn. 5.1.7.).

5.1.6. Geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka

Die geographische Verbreitung der Calotes-Arten Sri Lankas wurde festgestellt an Hand

- der Funde von Tieren während zahlreicher Exkursionen und darüberhinaus im Rahmen der Analyse der geographischen Variation (s. dort)
- der Fundortangaben des Museumsmaterials
- der Fundortangaben aus der Literatur (v.a. DERANIYAGALA 1953 und TAYLOR 1953)
- der Daten, die über die Vegetation aus der Literatur vorlagen.

Bei der Erstellung der (hypothetischen) Verbreitungskarten wurde verallgemeinernd davon ausgegangen, daß die Arten, wenn sie mehrfach in einem bestimmten kontinuierlichen Vegetationstyp angetroffen wurden, überall auf der Insel in der gleichen Vegetation zu erwarten waren. Wenn also beispielsweise ca. 6-10 Fundortangaben für CEYL aus den Monsunwäldern der Trockenzone vorlagen, so wurde angenommen, daß diese Art im ganzen Flachland im entsprechenden Waldtyp vorkam. Bei diesem Vorgehen wurde in keinem Fall von nur einer Stichprobe auf ein entsprechendes großflächiges Vorkommen im gleichen Vegetationstyp geschlossen, sondern es lagen immer Angaben aus mehreren Gebieten vor.

Somit stellen die Verbreitungskarten einerseits Minimalangaben für das Vorkommen der einzelnen Arten dar, weil die Verbreitungsgrenzen, sicherlich mit den gleitenden Übergängen zwischen den einzelnen Vegetationstypen gekoppelt, wohl eher als fließend angenommen werden können als daß es zur Ausbildung wirklich scharfer Populationsgrenzen gekommen ist.

Die Verbreitungskarten können jedoch andererseits zugleich als Maximalwerte aufgefaßt werden, da sie nicht so genau erarbeitet werden konnten, daß die tatsächliche - durch den Einfluß des Menschen bedingt - meist mosaikartige Vegetationsverteilung als Bezugssystem herangezogen werden konnte. Die dafür nötigen, möglichst genauen und aktuellen Vegetationskarten standen nicht zur Verfügung.

5.1.7. Innerartliche geographische Variation von *C.calotes* und *C.versicolor*

Das Ausgangsdatenmaterial für die Analyse der geographischen Variation bildeten die Stichproben, die während der Arbeiten in Sri Lanka von 43 verschiedenen Orten der Insel genommen wurden (s. Abb.7).

Für die Festlegung deren Lage auf Sri Lanka boten sich zunächst zwei Alternativen an:

- a) Etwa gleiche Abstände zwischen allen benachbarten Stichprobenpunkten (homogene Verteilung, bezogen auf die ganze Insel)
- b) Gleiche Anzahl jeweils homogen verteilter Stichprobenpunkte pro "Strukturelement" der Insel (DZ, WZ, CH usw.).

Beide Möglichkeiten weisen Schwächen auf. Bei der ersten Methode wäre das begrenzte Zentrale Bergland unterrepräsentiert (zu wenig Stichprobenorte). Die zweite ergäbe ein zu weitmaschiges Stichprobennetz in der flächenmäßig relativ großen Trockenzone. Es erschien daher am günstigsten, zwei Stichprobennetze über die Insel zu legen, nämlich ein großes vergleichsweise weitmaschiges, das das Flachland umfaßte und ein kleines relativ engmaschiges, das nur das Zentrale Bergland beinhaltete. Dabei sollten möglichst alle potentiell sich stark unterscheidenden Vegetationstypen bzw. -zonen und Klimabereiche, wie sie von FERNANDO (1968), GAUSSEN et al. (1968) und KOELMEYER (1958) definiert wurden, berücksichtigt werden. Dieser Kompromißlösung entspricht die in Abb.7 dargestellte Verteilung der Stichprobenorte.



Abb. 7. Lage der Stichprobenorte für die Analyse der geographischen Variation. Gestrichelt: Grenze der Feuchtzone (WZ). Genauere Angaben s. Abb.1.

Bei Ankunft an einem Sammelort wurde eine Route zufallsgemäß ausgewählt, entlang der nach Echsen gesucht wurde. Aus zeitlichen Gründen wurden maximal 20 Tiere, in den meisten Fällen allerdings 10-15, vermessen und wieder freigelassen. Wie bereits oben (Abschn. Mikrohabitat) erwähnt, wurden auch Daten über das jeweilige Mikrohabitat, in dem die Echsen angetroffen wurden, mit registriert. Vor Beginn bzw. nach Abschluß der Stichprobennahmen wurden Luftdruck, Bewölkung, Temperatur und relative Feuchte gemessen. Da im Laufe dieser Untersuchungen viele Orte mit z.T. sehr unterschiedlicher Vegetation u./od. Höhenlage aufgesucht wurden, konnten zusätzlich noch Informationen über Habitatpräferenzen, v.a. von V, und die geographische Verbreitung der anderen Calotes-Arten in Sri Lanka gesammelt werden. Ergänzt wurde dieses Material durch Stichproben von 6 Inseln des Male- und Süd-Male-Atolls und durch Museumsmaterial. Das Tiermaterial aus Indien stammte ausschließlich von Museumsbeständen (vgl. Abschn. 2.). Der gesamte Datenumfang ist Tab.7 zu entnehmen.

Tab. 7. Ausgangsdatenbestand für die Analyse der geographischen Variation von CAL und V, inkl. Museumsmaterial.

Art	Land	Fundorte	Vermess. Tiere
CAL	Indien	4	7
	Sri Lanka	35	118
	Inseln vor Sri Lanka	1	5
V	Indien	8	65
	Malediven	8	40
	Sri Lanka	45	390
	Inseln vor Sri Lanka	6	40

5.2. Elektrophoretische Untersuchungen

5.2.1. Material

Die Elektrophoresen wurden im August 1980 im Labor von Prof. Dr. H. Hemmer, Institut für Zoologie der Universität Mainz, durchgeführt. Das hierfür verwendete Echsenmaterial war lebend aus Sri Lanka mitgebracht worden. In Tab. 8 sind die Anzahl untersuchter Blutseren und die Fundorte der entsprechenden Tiere aufgeführt.

Tab. 8. Material für die durchgeführten Cellogel-Elektrophoresen.
S = Anzahl analysierter Seren. N = Anzahl ausgewerteter
Läufe.

Art	S	N	Fundort	Höhe (mNN)	Zone
CAL	5	15	Kandy	485	CH
			Gammaduwa	950	KN
			Corb. Gap	1200	KN
			Mimure	880	KN
CEYL	1	5	Lahugala	40	DZ
LIOC	4	14	Gammaduwa	950	KN
			Corb. Gap	1200	KN
LIOL	1	7	Mimure	880	KN
NIGR	4	12	N'Eliya	1900	CH
			Horton Plains	2100	CH
V	5	10	Colombo	40	WZ
			Kandy	485	CH
Summe	20	63			

5.2.2. Versuchsbeschreibung

Mit einer heparinisierten 45µl Mikropipette wurde den Echsen Blut aus einer der Angular-Venen entnommen. Nach der Methode von JAEGER (1963) wurde das Plasma für die Elektrophoresen durch sofortiges Zentrifugieren in der Mikropipette gewonnen, in der es bei -26°C für die weitere Verarbeitung aufbewahrt wurde.

Eine genaue Beschreibung der angewandten Methode der Cellogel-Elektrophorese findet sich bei BACHMANN et al. (1980), FLINDT et al. (1968) und HEMMER et al. (1980). Die von mir durchgeführten Analysen unterschieden sich lediglich dadurch, daß der Veronal-Tris-Puffer unverdünnt angewandt werden mußte, um eine optimale Lauflänge auf den Cellulose-Azetat-Streifen zu erzielen und daß eine kontinuierliche densitometrische Auswertung mittels eines Scanners vorgenommen wurde.

5.2.3. Gründe für die Auswahl des Cellogel-Verfahrens

Die Cellogel-Elektrophorese von Serumproteinen erwies sich aus folgenden Überlegungen als die für meine Arbeiten geeignetste Methode:

1) Eine sinnvolle Analyse einzelner Genorte als mögliche Alternative hätte mindestens 10 Loci bzw. deren Genprodukte umfassen müssen (FERGUSON 1980). Außerdem wären Kriterien für deren Auswahl nötig gewesen. Die untersuchten Proteine hätten jeweils isoliert und einzeln elektrophoretisch analysiert werden müssen bzw. in mehreren Läufen wäre jeweils eine proteinspezifische Färbung nötig gewesen. Diese Methode ist nur mit einem Vielfachen der benutzten Blutmenge erfolgreich durchführbar.

2) Im Vergleich zur Gattungsebene sind auf Artniveau nur relativ geringe elektrophoretisch feststellbare Unterschiede zu erwarten. Da gerade die Plasmaproteine zu den schnell evolvierenden Proteinen gehören, eignen sie sich besonders gut für den Vergleich von nah verwandten Arten (FERGUSON 1980).

3) Die Polyacrylamid-Gel-Methode besitzt zwar ein größeres Auflösungsvermögen als die Cellogel-Methode, jedoch hätte man die ca. 3- bis 4-fache Menge an Serum benötigt. Zudem wäre sicher noch mit dem Verlust wertvollen Serums zu rechnen gewesen, bis optimale Versuchsbedingungen ermittelt worden wären (e.g. Pufferkonzentration). Da im Labor von Prof. Hemmer bereits langjährige Erfahrungswerte für Analysen mit der Cellogel-Methode und dies insbesondere mit Amphibien- und Reptilien-Seren vorlagen, konnten derartige Schwierigkeiten weitgehend vermieden werden.

5.2.4. Auswertung

Die Dichteverteilung der gefärbten Proteinbanden auf den Cellulose-Azetat-Streifen wurde mit einem Scanner aufgezeichnet.

In Abb.18 sind derartige Densitogramme von den einzelnen Arten dargestellt, deren Peaks jeweils bestimmten Proteinbanden entsprechen.

Die Wechselwirkungen zwischen den Eigenschaften der Proteine als farbstoffbindende Substanzen und den methodisch bedingten Faktoren, die ihren Lauf im elektrischen Feld im Cellulose-Azetat-Medium beeinflussen, bewirken, daß solche Densitogramme Summationskurven von Gauss-Verteilungen darstellen (HOXTER et al. 1957). Deren Analyse besteht demgemäß in der Zerlegung der Gesamtkurven in die einzelnen Gauss-Komponenten (= Proteinbanden).

Mathematisch wurde dieses Problem von DOETSCH bereits 1936 gelöst. Da mir kein entsprechendes Verfahren in Form eines Programms zur Verfügung stand und dafür zudem zahlreiche Einzelfunktionswerte aus den Scanner-Aufzeichnungen zu ermitteln gewesen wären, wurden die Kurven ohne Zuhilfenahme eines Rechners ausgewertet.

Auch andere Verfahren (e.g. HOXTER et al. 1957, TAYLOR 1965, TISELIUS & KABAT 1939) wurden nicht angewandt, da sie eine vollständige Analyse der Einzelkurven umfaßt hätten und sehr zeitaufwendig gewesen wären.

Dies war auch deshalb nicht nötig, da es nur auf die Lage der einzelnen Peaks ankam, nicht auf deren Höhe (stark vom physiologischen Zustand des Tieres abhängig) oder gar auf die genaue Kenntnis der Parameter, die die einzelnen Gaussverteilungen definieren.

Deshalb wurden auch keine Mittelwertsdensitogramme im Sinne von BACH-MANN et al. (1980) ermittelt, sondern nur die Lagewerte für die einzelnen Peaks festgestellt und die 95%-Konfidenz-Intervalle für deren Mittelwerte errechnet (s. Abb.20).

Die Lokalisierung der Einzelpeaks in jedem Densitogramm erfolgte über eine optimale Anpassung von Normalverteilungskurven, so daß deren Überlagerungen in Addition der Originalmeßkurve entsprachen (Methode nach HEMMER, schriftl. Mitt.).

Im einzelnen wurde dabei folgendermaßen vorgegangen:

- a) Bestimmung der Auftragepunkte (=A) in den Densitogrammen durch Vergleich mit den Originalstreifen
- b) Feststellung der Lage des letzten, am weitesten anodisch gelegenen Peaks der albuminähnlichen Fraktion (= Endpunkt = E, immer zugleich absolutes Maximum)
- c) Skalierung: A = 0, E = 100 und Bestimmung der absoluten und relativen Lagewerte für die Maxima in den Densitogrammen

Entsprechend der für die Elektrophoresen angewandten Methodik sind Unterschiede in den Ergebnissen auf verschiedenen zu bewertenden Ebenen zu erwarten:

- a) Mehrmalige densitometrische Auswertung des gleichen Laufs auf einem bestimmten Streifen (links oder rechts)
- b) Densitogramme des gleichen Serums, das auf mehreren Streifen, im gleichen oder in verschiedenen Läufen, aufgetragen wurde
- c) Densitogramme von verschiedenen Seren konspezifischer Tiere
- d) Densitogramme von Seren artverschiedener Tiere

Unterschiede bei a) und b) sind rein methodisch bedingt. Um diese minimal zu halten, wurden mehrmalige densitometrische Auswertungen des gleichen Streifens durch Mittelwertbildung zusammengefaßt. Außerdem wurden aus Mehrfachläufen des gleichen Serums eines Individuums bzw. der Seren artgleicher Tiere die Mittelwerte für die Positionen der Einzelpeaks errechnet und die zugehörigen 95%-Konfidenz-Intervalle bestimmt. Die Mittelwerte dieser Relativwerte für die Lagen der Einzelpeaks wurden für den zwischenartlichen Vergleich auf das Serum von V normiert. Läufe mit nur sehr schwach ausgeprägten Einzelpeaks wurden von den Berechnungen ausgeschlossen.

Das mittlere Bandenmuster pro Art stellt also hinsichtlich der ermittelten Bandenanzahl einen Maximalwert dar. Dies ergibt sich aus der getroffenen Festlegung, daß Peaks dann als "real" bezeichnet wurden, wenn sie bei Mehrfach-Aufzeichnungen entweder mindestens zweimal festgestellt wurden oder nur einmal, jedoch zusätzlich noch mindestens zweimal bei anderen Läufen des gleichen Serums bzw. bei verschiedenen Seren der gleichen Art. Durch ein derartiges Vorgehen sollte gewährleistet sein, daß

- 1) der Fehler, der durch methodisch bedingte "Nicht-Auffindbarkeit" eines oder mehrerer Peaks entsteht, gering gehalten wird.
- 2) eine ggf. vorhandene intraspezifische Variabilität in ihrer ganzen Breite in den zwischenartlichen Vergleich eingeht.

Es galt noch zu berücksichtigen, daß die gesamte Laufstrecke eines Serums vom Abstand des betreffenden Streifens zu den Elektroden abhängt. Im allgemeinen ist die Laufstrecke umso kürzer, je weiter der benutzte Cellogel-Streifen von den Elektroden entfernt ist.

Aus methodischen Gründen war es nicht möglich, bereits während der Durchführung der Elektrophoresen diese Fehlerquelle auszuschalten. Die Korrelation zwischen der Laufstrecke des höchsten Peaks der albuminähnlichen Fraktion und der Streifen-Nummer (I-VIII) erwies sich für die Berechnung eines Korrekturfaktors als zu schwach ausgeprägt. Da jedoch alle Seren von dieser methodisch bedingten Unschärfe in gleichem Maße betroffen sind, kann angenommen werden, daß mit der oben beschriebenen Relativierung und Mittelwertbildung ein mehr oder weniger unverfälschtes Bild für die einzelnen Arten gewonnen werden konnte.

5.3. Datenanalyse

Die Freilanddaten wurden computergerecht umgeschrieben bzw. umcodiert und erfaßt. Die derart aufbereiteten Daten wurden zunächst auf Magnetband umgespeichert, auf Platte überspielt und als permanente Datei abgespeichert.

Die statistischen Auswertungen wurden zum Großteil im Leibniz Rechenzentrum der Bayerischen Akademie der Wissenschaften durchgeführt. Dabei wurde hauptsächlich mit dem SPSS-Programmpaket gearbeitet. Eine Beschreibung der entsprechenden Programme findet sich bei BEUTEL et al. (1976), NIE et al. (1975), TUCCY (1976) und AARONS & REAGON (1977).

Für Plotter-Zeichnungen wurde das Programm Graffiti von PLATE (1982) verwendet.

In all den Fällen, wo eine Auswertung im Leibniz Rechenzentrum nicht möglich war, nämlich bei den Markier-Wiederfang-Versuchen und den elektrophoretischen Arbeiten, wurde lediglich eine Listung der benötigten Daten mittels des Rechners erstellt. Die eigentliche Auswertung wurde mit einem Taschenrechner durchgeführt.

6. Ergebnisse

6.1. Populationsuntersuchungen an *C.nigrilabris*, *C.calotes* und *C.versicolor*

Die Populationsuntersuchungen in den vier ausgewählten Gebieten sollten Aussagen über die Populationsdichten und den jahreszeitlichen Verlauf der Populationsgrößen liefern. Darüber ist bei tropischen Agamiden kaum etwas bekannt (s. Einleitung).

Darüberhinaus lassen sich mit der Bearbeitung unterschiedlicher Gebiete bezüglich der Höhenlage, Vegetation und dem Vorkommen der Arten (Endemiten/Nicht-Endemiten, Allopatrie/Sympatrie) Hinweise auf eine mögliche Variabilität dieser Populationsparameter bei den bearbeiteten, nahe verwandten Arten gewinnen. Auch könnten sich indirekte Hinweise auf Konkurrenz zwischen gemeinsam vorkommenden Arten ergeben.

Im folgenden wird so vorgegangen, daß zuerst Ausgangsdaten und -befunde über die Echsenpopulationen in den Gebieten beschrieben werden (Stichprobengrößen und der Markierverlauf). Anschließend wird jeweils die mit dem Manly/Parr-Modell errechnete Größe und Dynamik der Populationen dargestellt. Beides wird in Zusammenhang gesetzt mit dem Verhältnis von Männchen, Weibchen und Juvenilen und den Turnoverraten in den Gebieten. Über letztere ließen sich Hinweise aus den mit den Markierdaten errechneten Werten für die Aufenthaltszeiträume der Tiere in den Arealen gewinnen.

6.1.1. Stichprobengrößen

Die Gesamtzahl gesehener Tiere in den einzelnen Stichproben (N_{st} , s. Abb.8) setzt sich zusammen aus bereits markierten, unmarkierten und Echsen, die nicht gefangen werden konnten.

Aus Abb.8 geht hervor, daß die Stichproben im Durchschnitt in N'Eliya (GN) am größten gewesen sind. Für *C. calotes* (CAL) in Corbet's Gap (GC) und *C. versicolor* (V) in Othnapitiya (GO) und Ranawana (GR) liegen die Mittelwerte für die Gesamtzahl gesehener Tiere im Bereich von 12-15 Tieren, während die Stichprobengrößen von CAL aus den beiden letztgenannten Gebieten wesentlich geringer sind (Tab.9).

Tab. 9. Mittlere Stichprobengrößen ($\bar{x}_{Nst}$) und deren Schwankungen in den Untersuchungsgebieten. N = Anzahl von Stichproben. CV = Variationskoeffizient.

Gebiet	Art	$\bar{x}_{Nst}$	N	CV
GN	NIGR	68.11	19	30.82
GC	CAL	11.80	20	34.30
GO	V	13.28	25	29.37
GO	CAL	3.28	25	73.91
GR	V	15.64	28	31.40
GR	CAL	5.11	28	41.71

Alle in Abb.8 dargestellten Kurven weisen über den gesamten Untersuchungszeitraum von 18 Monaten weder positive noch negative signifikante Trends auf. Alle entsprechenden Korrelationen zwischen den Stichprobengrößen und den Zeitpunkten der jeweiligen Stichprobennahmen waren nicht signifikant ($p > 0.05$).

Die Variationskoeffizienten in Tab.9 zeigen, daß die Stichprobengrößen im Verlauf des gesamten Untersuchungszeitraums unterschiedlich stark schwanken. Für NIGR in N'Eliya waren die Fluktuationen absolut am stärksten ausgeprägt, lagen aber in der gleichen Größenordnung relativ zum Gebiet GC und zu V in GO und GR.

Während der Variationskoeffizient für CAL in GR bereits um einiges im Vergleich zu den anderen in Tab.9 aufgeführten Werten erhöht ist, unterscheidet sich der für CAL in GO mit über 70 ganz erheblich von allen übrigen. In diesem Fall sind Werte bei oder nahe Null, bedingt durch die geringen Dichten von CAL in diesem Gebiet, oft aufgetreten.

Mögliche Ursachen für einzelne Schwankungen in den Stichprobengrößen werden in der Diskussion genauer erörtert.

Wie bereits zu Beginn dieses Abschnitts erwähnt, sind in den Nst-Werten auch entkommene Tiere enthalten. Diese konnten natürlich nicht für die Schätzung der Populationsgrößen herangezogen werden.

Da sich die mit dem Manly/Parr-Modell ermittelten Schätzwerte für die Populationsgrößen nicht aus den jeweiligen Tagesstichproben, sondern aus dem zeitlichen Verlauf der Wiederfänge markierter Tiere errechnen (vgl. Anh., Manly/Parr-Modell), lassen sich für die für einzelne Tage geschätzten Populationsgrößen keine entsprechenden Stichprobenwerte angeben.

Besonders vorteilhaft erweist sich in solchen Situationen mit - von N'Eliya abgesehen - vergleichsweise geringen Nst-Werten der Tatbestand, daß die Brauchbarkeit bzw. die Güte von Populationsgrößen-Schätzungen mittels Markier-Wiederfang-Versuchen nicht so sehr von den Stichprobengrößen selbst als vielmehr vom relativen Anteil von wiedergefangenen markierten Tieren abhängt (TURNER 1977).

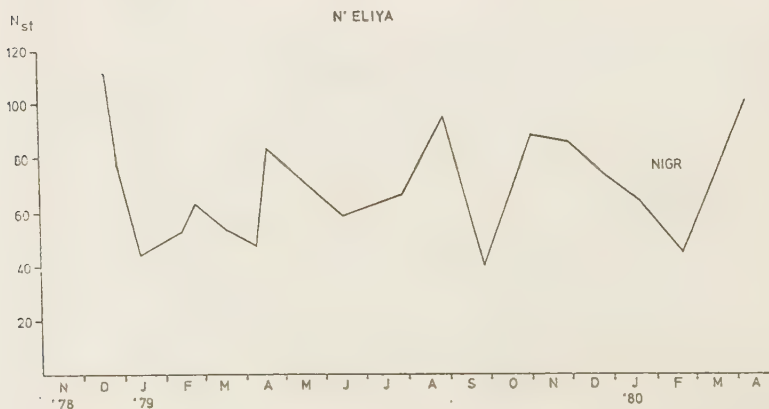
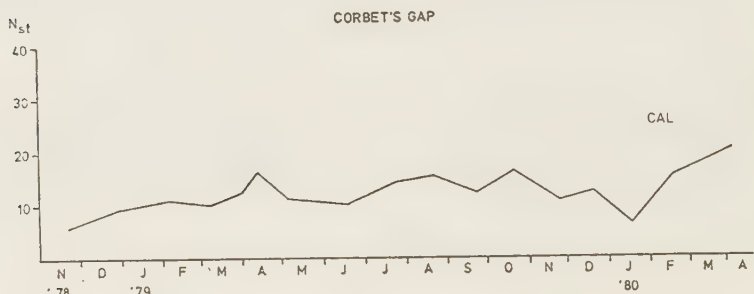
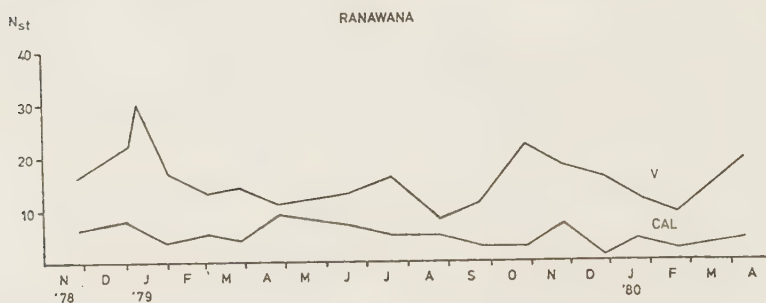


Abb. 8. Gesamtzahl gesehener Tiere bei den einzelnen Stichproben-
nahmen (Nst). Abszisse: Untersuchungszeitraum. Ordinate: Nst-Werte.
V = *C.versicolor*, CAL = *C.calotes*, NIGR = *C.nigrilabris*.

6.1.2. Anzahl und Anteil markierter Tiere in den Stichproben

Eine Übersicht über die Ergebnisse der Markier-Wiederfang-Versuche ist in Tab.10 gegeben.

Die Stichproben in den Gebieten wurden in Abständen von ca. 3-4 Wochen entnommen (ϕ -Werte in Tab.10). Insgesamt wurden die meisten Tiere in N'Eliya (GN) markiert. Ähnliche Markierraten ergaben sich für die beiden untersuchten Populationen von *C.versicolor* (V). Von *C.calotes* (CAL) wurden am wenigsten Echsen markiert, wobei die Anzahl insgesamt Markierter in Corbet's Gap (GC), wo diese Art allopatrisch vorkam, am höchsten lag. Der Zusammenhang dieser Tatsache mit möglichen unterschiedlichen Habitatpräferenzen der Arten CAL und V bzw. mit Konkurrenzbeziehungen wird in der Diskussion genauer erörtert.

Tab. 10. Ergebnisse der Markier-Wiederfang-Versuche. Geb. = Gebiete. Ns = Stichprobenanzahl. ϕ = Durchschnittl. Zeitintervall zw. 2 Stichproben (in Tagen). S = Summe. ϕE = Mittlerer relativer Anteil entkommener Tiere in den einzelnen Stichproben (in %); für CAL in GO und GR auf Grund des geringen Stichprobenumfangs nicht errechnet. SD = Standardabweichung. Zugehörige Stichprobengrößen = Ns. Markierdaten des jeweils letzten Stichprobentages nicht einbezogen.

Geb.	Art	Ns	ϕ t	Entkommen				ϕE	SD	Markiert			
				σ	φ	J	S			σ	φ	J	S
GN	NIGR	19	28	84	57	68	209	16.99	3.98	142	154	75	371
GC	CAL	20	26	2	13	39	54	20.84	10.87	29	30	11	70
GO	V	24	22	6	6	28	40	13.70	9.66	46	33	34	113
GO	CAL	24	22	3	2	7	12	---	---	12	12	6	30
GR	V	28	18	8	12	63	83	18.63	11.70	42	37	49	128
GR	CAL	28	18	3	3	25	31	---	---	14	14	21	49

Aus Tab.10 ergibt sich ein scheinbar relativ hoher Anteil entkommener Tiere für die einzelnen Gebiete. Dies war z.T. dadurch bedingt, daß darunter auch etliche als markiert erkannte aber entkommene Echsen aufgeführt sind, deren Markier-Nummer nicht identifiziert werden konnte. Im einzelnen waren dies in GN 29, in GC 4, in GO von V 2 und in GR für CAL und V je 3 Tiere.

Darüberhinaus stellen die hier aufgeführten Zahlenwerte für die entkommenen Echsen auch insofern Maximalwerte dar, als u.U. Tiere, die bei einer Stichprobennahme nicht gefangen werden konnten, manchmal auch bei der nächsten oder weiteren nicht markiert werden konnten und damit mehrfach als "Entkommen" erfaßt wurden. Hinzu kommt natürlich noch, daß manche bereits markierte Tiere, die sowohl die Farb- als auch die Schwanzmarkierung verloren hatten, auch, falls sie nicht gefangen werden konnten, in diese Kategorie eingeordnet wurden.

Daß dennoch der Anteil an Echsen, die nicht gefangen werden konnten und demzufolge nicht in die Ermittlung der Populationsgrößen einbezogen werden konnten, in Wirklichkeit relativ gering war, geht aus den ØE-Werten in Tab.10 hervor. Diese betragen im Mittel 17.54 %.

Im folgenden werden die Mittelwerte und der zeitliche Verlauf des Anteils markierter Tiere in den Stichproben beschrieben (s. Tab.11, Abb.9). Daran soll zunächst gezeigt werden, wie hoch dieser allgemein in den bearbeiteten Arealen lag. Darüberhinaus können aus der Konstanz bzw. Variabilität dieses Verlaufs erste Hinweise über Vorkommen und relatives Ausmaß von Austauschprozessen in den untersuchten Populationen gewonnen werden. So würde man bei, u.U. nur zeitweiligem, geringem Zuwachs und Verlust - im Vergleich zur Intensität und Häufigkeit der Stichprobennahmen - einen ständig ansteigenden Anteil markierter Tiere in den Stichproben erwarten. Konstante relative Häufigkeiten wären ein Hinweis auf mehr oder weniger konstante Natalität und/oder Immigration mit oder ohne Verlusten in der Population. Abnehmende Tendenzen würden einen hohen Zuwachs andeuten. Vorausgesetzt ist bei derartigen Überlegungen immer, daß markierte und unmarkierte Tiere bei Verlusten in den Populationen gleichermaßen betroffen sind.

Der Anteil markierter Tiere in den einzelnen Stichproben ist, was die Durchschnittswerte anbetrifft, in allen Gebieten sehr ähnlich (Tab.11, etwa zwischen 45% und 59%), im zeitlichen Verlauf sind die Kurvenverläufe jedoch sehr unterschiedlich (Abb.9).

Tab. 11. Mittlerer Anteil markierter Tiere in den Stichproben ($\bar{x}$, in %). Wegen der geringen Stichprobengrößen für CAL in GO und GR nur die Werte von V aufgeführt.

Gebiet	Art	$\bar{x}$	SD	N
GN	NIGR	58.88	7.19	18
GC	CAL	45.52	18.95	19
GO	V	50.73	20.38	24
GR	V	51.90	19.64	27

Der mittlere Anteil markierter Tiere zeigt die eindeutig geringsten Schwankungen in N'Eliya (SD-Wert in Tab.11), außerdem liegt auch der Durchschnittswert mit ca. 60% in diesem Gebiet am höchsten. Die entsprechenden N%-Werte in Abb.9 weisen einen positiven, allerdings nicht signifikanten Trend von Beginn zum Ende der Untersuchungen hin auf (Pearsonscher Korrel.-Koeff. $r = 0.45$, $p > 0.05$, ohne ersten Wert ($=0$)). Wesentlich ausgeprägter sind sowohl einzelne Peaks als auch die ebenfalls festgestellte Zunahme der N%-Werte für das Gebiet Corbet's Gap ($r = 0.58$, $p < 0.05$).

Für Othnapitiya und Ranawana erschien es, auf Grund der geringen Stichprobengrößen für CAL (s. Tab.10), nur sinnvoll, den relativen Anteil markierter Echsen für V zu analysieren. In beiden Gebieten nahm dieser während des Untersuchungszeitraums ab (GR: $r = -0.40$, $p > 0.05$; GO: $r = -0.67$, $p < 0.01$). Während in Ranawana starke Fluktuationen in den N%-Werten über den gesamten Untersuchungszeitraum festzustellen sind, waren diese in Othnapitiya zu Beginn und am Ende der Arbeiten besonders stark ausgeprägt (s. Abb.9).

Die Tatsache, daß trotz relativ unterschiedlicher Stichprobengrößen (vgl. Abb.8), v.a. wenn man N'Eliya mit den anderen Gebieten vergleicht, die mittleren relativen Anteile markierter Tiere in den Stichproben in allen Gebieten sehr ähnlich sind (Tab.11), spricht dafür, daß die Genauigkeit bzw. Intensität der Stichprobennahmen in allen bearbeiteten Arealen etwa gleich war.

Insgesamt gesehen weisen die gefundenen relativen Häufigkeiten markierter Echsen darauf hin, daß N'Eliya offensichtlich das Gebiet mit der stabilsten Population ist und daß Austauschprozesse in den anderen Gebieten die Zusammensetzung der Populationen in wesentlich stärkerem Maße beeinflußt haben.

Eine genauere Betrachtung dieser Beziehungen erscheint erst beim Vergleich der Populationsgrößen angebracht.

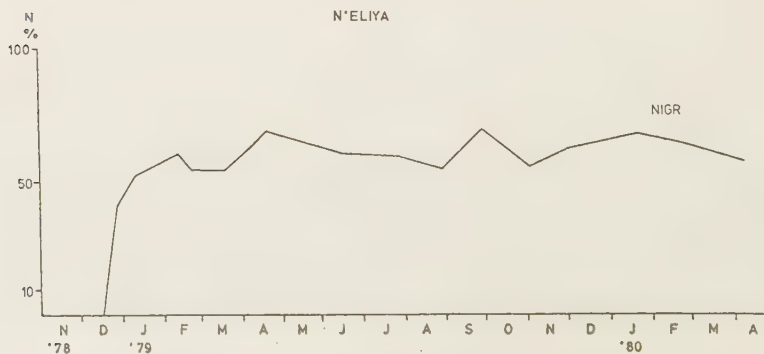
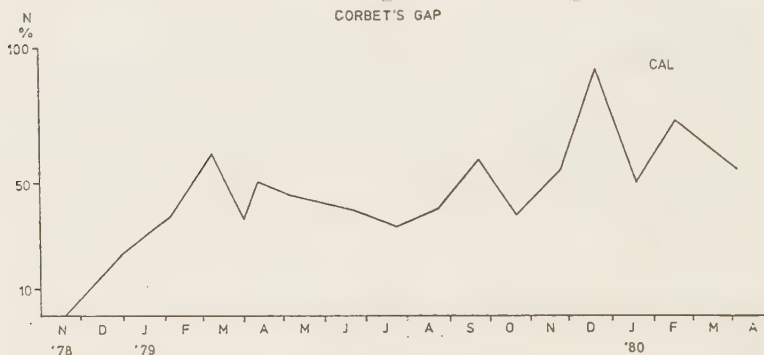
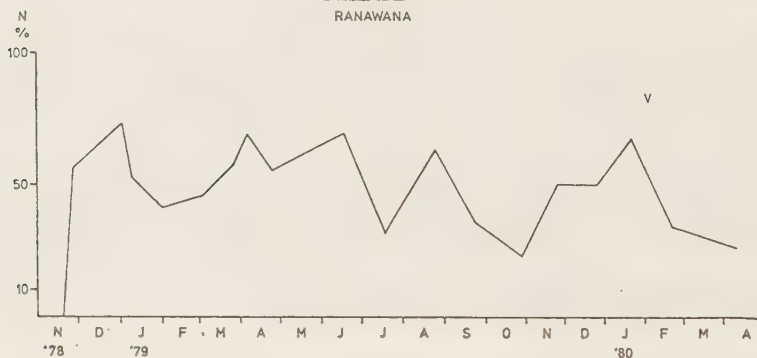


Abb. 9. Anteil markierter Echsen in den Stichproben (in %). Für Othnapitiya und Ranawana nur Kurvenverlauf von *C.versicolor* (=V) abgebildet. NIGR = *C.nigrilabris*. Erläuterungen im Text.

6.1.3. Größe, Zusammensetzung und Dynamik der untersuchten Populationen

Wie zu Beginn der Ergebnisse bereits ausgeführt wurde, sollte mit Hilfe der Markier-Wiederfang-Versuche festgestellt werden, wie dicht die Untersuchungsgebiete jeweils besiedelt gewesen sind, ob diese Dichten mehr oder weniger konstant gewesen sind oder ob gegebenenfalls gefundene Schwankungen mit Fluktuationen bestimmter Umweltparameter korreliert werden können. Im folgenden sind die Befunde über die Größe und Zusammensetzung der Populationen beschrieben (s. Tab.12 u. Abb.10). Die Populationsgrößen wurden mit dem Modell von MANLY & PARR (1968) geschätzt (vgl. Abschn. 5.1.2.2. und den Anhang). Auf Grund der geringen Stichprobengrößen war dies für die CAL-Population in Othnapitiya nicht durchführbar. Das Verhältnis von männlichen, weiblichen und juvenilen Tieren wurde direkt aus den Stichproben errechnet (Nst-Werte, vgl. Abschn. 6.1.1.) und auf die entsprechenden Populationsgrößen umgerechnet (s. Abb.10).

Weiter wird auf die Dynamik und den Turnover in den Populationen eingegangen. Ebenso werden mögliche Ursachen für den Verlauf der Populationsgrößen bzw. für das Zustandekommen einzelner Fluktuationen diskutiert. Von vornherein muß gesagt werden, daß die Faktoren, die die Populationssschwankungen in den Untersuchungsgebieten verursacht haben, nicht eindeutig festgestellt werden konnten. Daher können im Rahmen der hier aufgeführten Diskussion der Populationsdynamiken lediglich Hypothesen aufgestellt werden.

Größe und Zusammensetzung der Populationen

Die mittleren Werte für die Populationsgrößen und das Verhältnis von männlichen, weiblichen und juvenilen Tieren sind in Tab.12 zusammengefaßt. Daraus geht hervor, daß *C. nigrilabris* (NIGR) die weitaus höchsten Dichten mit über 200 Tieren/ha aufweist. Bei *C. calotes* liegt der entsprechende Wert in Tab.12 für Corbet's Gap im Vergleich zu den anderen Gebieten, in denen CAL mit *C. versicolor* (V) sympatrisch vorkam, relativ hoch. In Ranawana (GR) beträgt dieser mit durchschnittlich 16 Echsen/ha weniger als 1/3 davon und in Othnapitiya (in Tab.12 nicht aufgeführt) lagen die Stichprobengrößen so niedrig, daß das Manly/Parr-Modell nicht mehr angewandt werden konnte und es auch nicht zulässig erschien, von dem Proporz von ♂♂, ♀♀ und J in den Stichproben auf die gesamte Population zu schließen. Auf jeden Fall muß die durchschnittliche Populationsdichte dort unterhalb des Wertes von Ranawana gelegen haben.

Sehr ähnlich der mittleren Dichte von CAL in GC liegen die Werte für V mit etwa 50 Tieren/ha in den beiden Gebieten GO und GR.

Beim Vergleich der mittleren Anteile von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen fällt zunächst auf, daß in allen Gebieten die ♂♂ relativ am häufigsten sind (s. Tab.12). Am geringsten sind die Unterschiede im Geschlechterproporz in N'Elia (GN) ausgeprägt, am größten in Othnapitiya (GO). Dort weichen auch die Anteile beider Geschlechter signifikant vom 1:1-Verhältnis ab (χ^2 -Test, $p < 0.01$). In allen anderen Fällen (vgl. Tab.12) kann also angenommen werden, daß die Anteile von ♂♂ und ♀♀ in den Populationen durchschnittlich gleich hoch gewesen sind. Die geringsten Schwankungen im Proporz von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen während des Untersuchungszeitraums sind in N'Elia festzustellen, wobei die Juvenilen dort anteilmäßig am stärksten variieren (Variationskoeffizient (CV) = 36, für ♂♂: CV = 17, für ♀♀: CV = 15). Während in GC, GN und GO die Jungtiere im Mittel weniger häufig als die Weibchen gewesen sind, sind die Prozentsätze in GR nahezu gleich (für V) bzw. die Juvenilen überwiegen (CAL). Welche Faktoren im einzelnen für das Zustandekommen bzw. die Schwankungen bei diesen Geschlechter- bzw. Adulten/Juvenilen-Verhältnissen ausschlaggebend gewesen sind, ist unbekannt.

Tab. 12. Mit dem Modell von MANLY & PARR (1968) geschätzte, mittlere Populationsgrößen (N_i -Werte, auf 1ha normiert) und mittlere relative Anteile von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen in den Stichproben (in %). Summenwerte durch Rundungsfehler $\pm 100\%$. SD = Standardabweichungen. N = Stichprobengrößen.

Gebiet	Art	$\bar{x}_{N_i}$	SD	N	$\bar{x}_{\sigma\sigma}$	SD	$\bar{x}_{\varphi\varphi}$	SD	$\bar{x}_J$	SD	N	$\bar{x}_{\sigma\sigma}/\bar{x}_{\varphi\varphi}$
GN	NIGR	220	32	17	46	8	39	6	14	5	19	1.2
GC	CAL	56	24	17	43	11	34	11	24	12	19	1.3
GO	V	49	22	22	52	14	28	13	20	11	24	1.9
GR	V	48	22	26	41	15	29	14	30	13	28	1.4
GR	CAL	16	13	20	38	30	26	23	36	24	27	1.5

Dynamik der Populationen und Verhältnisse von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen

Im folgenden werden die in den Untersuchungsgebieten festgestellten Schwankungen der Populationsgrößen während des Untersuchungszeitraums und die damit einhergehenden Veränderungen im Proportz von männlichen, weiblichen und juvenilen Tieren beschrieben (s. hierzu Abb.10). Auch werden mögliche Einflüsse einzelner Umweltparameter - wie eingangs angedeutet - bereits in diesem Abschnitt diskutiert, um einen direkten Bezug zu den Ergebnissen gewährleisten zu können.

Der zyklische Verlauf klimatischer Faktoren, wie etwa der Niederschläge, bedingt durch die Monsunzeiten (vgl. Abschn. 3.), hätte durchaus damit einhergehende Schwankungen in den Populationsgrößen erwarten lassen können. Um Aussagen über die Möglichkeit eines derartigen Zusammenhangs bzw. allgemein über die Frage, ob die Populationsgrößen in den Untersuchungsgebieten zyklisch variieren, machen zu können, wurde deren zeitlicher Verlauf mit Methoden der Spektralanalyse untersucht (Programm von AARONS & REAGON 1977). Dabei ergab sich in keinem Fall, auch nicht für N'Eliya, ein Hinweis dafür, daß den festgestellten Fluktuationen regelmäßige Oszillationen innerhalb eines Jahres zugrunde liegen könnten. Alle errechneten Autokorrelationen erwiesen sich als nicht signifikant.

Die eindeutig geringsten Schwankungen in den Populationsgrößen, die - wie eben geschildert - ein scheinbar regelmäßiges Aussehen aufwiesen, ergaben sich für *C.nigrilabris* in N'Eliya (Abb.10). Dies hatte sich bereits bei der Betrachtung der Unterschiede in der relativen Häufigkeit markierter Echten in den Stichproben angedeutet (vgl. Tab.11). Vergleichsweise stabile Verhältnisse herrschten im Anteil von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen. Deutlich erhöht war der Prozentsatz von Jungtieren allerdings von August bis Dezember 1979, wobei diese praktisch das ganze Jahr hindurch immer angetroffen wurden.

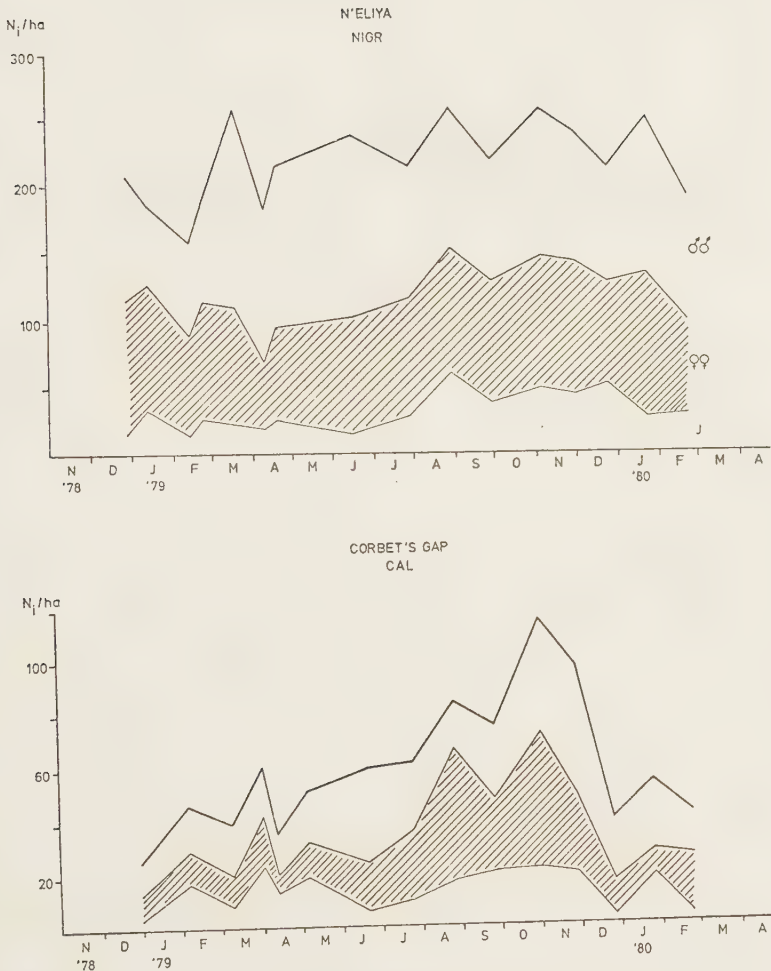
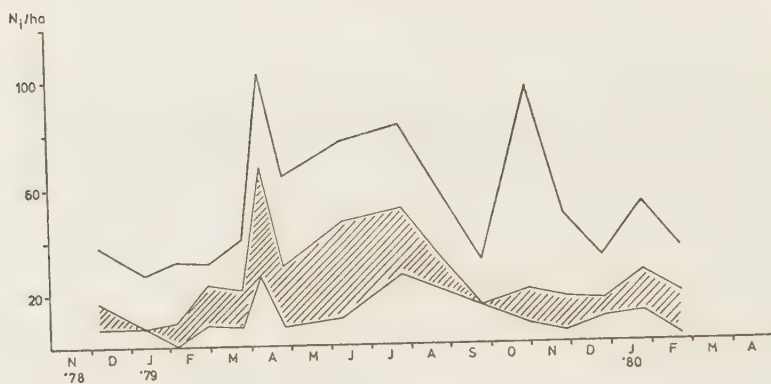


Abb. 10. Populationsdynamik in den Untersuchungsgebieten. Abszisse: Untersuchungszeitraum. Oberste Kurve = Schätzwerte für die Gesamtpopulationsdichte (N_i/ha), errechnet mit dem Modell von MANLY & PARR (1968). Schraffierte Fläche = Absoluter Anteil an ♀♀, aus den Nst-Werten aus Abb.8 auf die N_i/ha -Werte umgerechnet. Darüber: Anteil der ♂♂, darunter: Anteil der Juvenilen (J). Mittelwerte und Standardabweichungen s. Tab.12.

OTHNAPITIYA
V



RANAWANA
V



RANAWANA
CAL

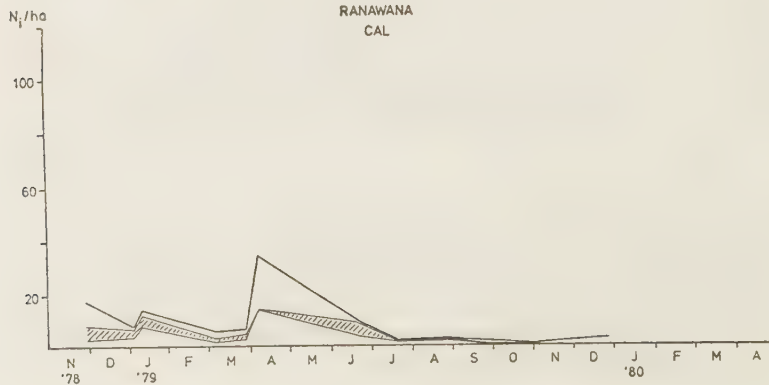


Abb. 10. (Ports.)

An der Kurve für N'Eliya zeigt sich bereits, daß Schwankungen in den Populationsgrößen durch sehr unterschiedliche Veränderungen bei den einzelnen Alters- und Geschlechtsklassen zustande kommen können: So ist im März '79 ein vergleichsweise hoher Anteil an Männchen festzustellen, während am Zustandekommen des Peaks Ende Aug. '79 alle drei Klassen (♂♂, ♀♀, J) beteiligt gewesen sind.

Für C. calotes in Corbet's Gap ist ein völlig anderer Verlauf der Populationsgrößen als in N'Eliya zu finden: Die Dichte nimmt von Dez. '78 bis Okt. '79 zu und geht dann wieder zurück bis auf etwa die Werte, die zu Beginn der Arbeiten gefunden worden sind. Während des Untersuchungszeitraums sind in diesem Gebiet besonders starke Veränderungen im Anteil der Weibchen und Juvenilen in den Stichproben festzustellen (schraffierte und untere Fläche in Abb.10). Vergleichsweise stabil hierzu ist die relative Häufigkeit der Männchen, die lediglich im Zeitraum von März bis August 1979 verhältnismäßig stark vertreten sind. Ebenso wie in N'Eliya sind auch in Corbet's Gap das ganze Jahr hindurch Jungtiere angetroffen worden.

Die Populationsdichten von C. versicolor in Othnapitiya weisen keinen Trend wie in Corbet's Gap auf. Sie schwanken besonders stark in den Monaten von März bis Dez. 1979. Die prozentualen Anteile aller drei Geschlechts- bzw. Altersklassen fluktuieren insgesamt sehr stark und dies mitunter in gleicher Richtung (April '79) oder auch nicht (Okt. '79). Während am Zustandekommen der größten festgestellten Dichte von über 100 Tieren/ha (April 1979) nämlich eine Zunahme von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen in den Stichproben festgestellt werden kann, ist für die hohe Dichte Ende Okt. '79 praktisch nur eine große Anzahl von Männchen ausschlaggebend. Im Durchschnitt ist - wie bereits oben angedeutet - deren mittlerer Anteil in Othnapitiya mit über 50 % (s. Tab.12) am höchsten. Die Jungtiere wurden auch in diesem Gebiet, abgesehen von der Stichprobe von Anfang Febr. '79, das ganze Jahr hindurch angetroffen, ihr Anteil an der Population liegt dabei in den beiden Februar-Stichproben (1979 u. 1980) am niedrigsten. Relativ hohe Anteile an Jungtieren in der Population sind für April und Juli 1979 zu verzeichnen.

Für C. versicolor in Ranawana fluktuieren die Populationsdichten besonders stark in den Monaten von Nov. bis Febr. (1979 u. 1980). Die höchsten Werte fallen auch in diesen Zeitabschnitt (Nov. '78, Febr. u. Nov. '79). Vergleichsweise hierzu stabile Dichten sind von März bis Oktober 1979 vorherrschend. Wie bereits für Othnapitiya und Corbet's Gap mehrfach geschildert, sind am Zustandekommen der einzelnen Peaks auch für dieses Gebiet die Geschlechts- bzw. Altersklassen in unterschiedlichem Maß beteiligt. Zu Beginn der Arbeiten (Nov. '78) bis etwa April '79 ist der Anteil der Männchen in der Population relativ gering gewesen. Später und insbesondere von Oktober 1979 bis Februar 1980 ist dieser hingegen wesentlich höher.

Wie bereits aus Tab.12 ersichtlich, sind bei C. versicolor die Juvenilen in den Stichproben relativ häufiger als die Weibchen vertreten gewesen. Besonders viele Jungtiere finden sich in der Population im Januar und Februar 1979. Darauf folgt eine Abnahme bis Juni '79 und eine daran anschließende Zunahme für den Rest des Untersuchungszeitraums, so daß diese gegen Ende der Arbeiten (Jan./ Febr. 1980) wieder relativ häufig sind, also genau die umgekehrte Situation wie bei der gleichen Art in Othnapitiya.

Für *C. calotes* in Ranawana errechneten sich allgemein sehr niedrige Dichten (s. Abb.10). Für einige Stichprobentage konnten auf Grund des geringen Stichprobenumfangs keine Populationsgrößen mit dem Manly/Parr-Modell geschätzt werden. Der einzig nennenswerte hohe Wert für die Dichte im April 1979 ist ausschließlich durch eine hohe Anzahl von Juvenilen und insbesondere Männchen zustande gekommen (keine ♀♀!). Von Juli '79 bis zum Abschluß der Arbeiten ist diese Art nur mehr sehr spärlich in Ranawana vertreten gewesen.

Welche Rolle das Reproduktionsgeschehen bei der Dynamik des Geschlechts- bzw. Altersklassenproporztes spielt, läßt sich nur sehr schwer sagen. Hierzu ist allgemein festzustellen, daß sich die drei Arten NIGR, CAL und V sehr wahrscheinlich das ganze Jahr hindurch fortpflanzen, wobei möglicherweise bei *C. nigrilabris* die höchste Eiablage rate für Ende März und August zu verzeichnen ist. Für *C. calotes* läßt sich nicht entscheiden, ob entsprechende Unterschiede im Reproduktionszyklus mit hoher Wahrscheinlichkeit zu erwarten sind.

Genauere Angaben zu den Gelegegrößen und eine Diskussion zur Frage der Eiablageperiodizität bei *C. versicolor* finden sich in Abschn. 6.2. Von den anderen, hier nicht behandelten, Calotes-Arten Sri Lankas liegen zu wenig Daten vor, um daraus Hinweise auf einen möglichen Fortpflanzungsschwerpunkt entnehmen zu können.

Wie aus den oben geschilderten Tatbeständen ersichtlich, fluktuieren die untersuchten Echsenpopulationen in den Untersuchungsgebieten, abgesehen von N'Eliya, sehr stark, wobei die einzelnen Alters- bzw. Geschlechtsklassen daran in teilweise sehr unterschiedlichem Ausmaß beteiligt waren. Im folgenden soll versucht werden, Hinweise auf die Turnoverraten in den bearbeiteten Arealen an Hand der Aufenthaltszeiten der markierten Tiere zu bekommen und daran anschließend mögliche Ursachen für die Entstehung der festgestellten Populationsgrößenunterschiede bzw. deren Konstanz zu erörtern.

Turnoverraten

Wie bereits zu Beginn dieses Abschnitts erwähnt, läßt sich an Hand der Markier-Wiederfang-Versuche feststellen, wie lange sich die (markierten) Echsen in den Untersuchungsgebieten aufgehalten haben (s. Tab.13). Diese Aufenthaltszeiten sind Minimalwerte, da sie nur Auskunft darüber geben, wann ein bestimmtes Tier zum ersten und letzten Mal im jeweiligen Gebiet registriert wurde, es aber nicht möglich ist, den genauen Zeitpunkt seines Verschwindens festzustellen.

Der Austausch in den Populationen könnte zunächst unabhängig von Migrationsereignissen verlaufen, also nur durch Mortalität und Natalität bedingt gewesen sein. Dafür, daß jedoch Migration stattgefunden hat, sprechen Wiederfunde markierter Echsen außerhalb der Areale, das des öfteren während des Untersuchungszeitraums festgestellte Auftreten von unmarkierten adulten Tieren in den Gebieten und der hohe Anteil von markierten, die nur ein einziges Mal angetroffen worden sind (durchschnittl. 40-50% aller Markierten).

Auf die relative Bedeutung von Migration und Natalität bzw. Mortalität für Austauschprozesse in den bearbeiteten Populationen wird in der Diskussion noch genauer eingegangen (vgl. Abschn. 7.3.2.).

Um vergleichbare Ergebnisse zu haben, wurden Echsen, die sich weniger als 10 Tage in den Gebieten aufgehalten hatten, nicht in die Berechnung der Mittelwerte in Tab.13 aufgenommen. Auf diese Weise ist gewährleistet, daß ein gleichmäßiges, zeitliches Raster der Stichprobennahmen für alle Gebiete vorliegt. Die MAX-Werte in Tab.13 stammen jeweils nur von einem oder einigen wenigen Tieren, d.h. es kann angenommen werden, daß die errechneten Durchschnittswerte nicht durch die zeitlich begrenzte Dauer der Untersuchungen beeinflußt worden sind.

Tab. 13. Durchschnittliche minimale Aufenthaltsdauer der markierten Tiere in den Untersuchungsgebieten (in Tagen). Nur Zeiträume über 10 Tage berücksichtigt (Erläut. i. Text). $\bar{x}$ = Mittelwert. SD = Standardabweichung. MIN bzw. MAX = Minimal- resp. Maximalwert.

Gebiet	Art	Geschl.	$\bar{x}$	SD	N	MIN	MAX
GN	NIGR	♂	280	142.4	106	11	485
		♀	194	135.4	117	12	481
		J	82	65.6	23	12	226
GC	CAL	♂	170	119.0	21	40	369
		♀	196	114.3	14	38	463
		J	33	2.8	2	31	35
GO	V	♂	140	91.5	28	38	378
		♀	103	77.6	13	17	241
		J	29	8.5	5	16	37
GO	CAL	♂	136	151.3	6	33	436
		♀	146	147.5	7	26	426
		J	33	-----	1	--	---
GR	V	♂	103	74.8	30	12	298
		♀	90	80.4	18	11	366
		J	45	31.0	14	11	134
GR	CAL	♂	120	99.4	7	11	299
		♀	92	88.7	6	12	209
		J	45	10.2	4	32	53

Bei den Werten in Tab.13 zeigen sich eindeutige Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten zwischen den einzelnen Arten bzw. Geschlechtern.

1. Signifikante Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ (t-Test, $p < 0.05$) konnten nur in N'Eliya gefunden werden. Dort hielten sich die ♂♂ durchschnittlich länger im Gebiet auf als die ♀♀. Ähnliche Tendenzen deuten die Daten über V an, jedoch konnten diese statistisch nicht abgesichert werden ($p > 0.05$).

2. Für CAL sind die Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern alle nicht signifikant. Auch läßt sich kein einheitlicher Trend innerhalb der Daten feststellen. In Ranawana scheinen sich die ♂♂ durchschnittlich länger im Gebiet aufgehalten zu haben, während in Othnapitiya und Corbet's Gap dies eher für die ♀♀ der Fall sein dürfte.

3. Deutliche Abweichungen von den Adulten wurden in allen Gebieten für die Juvenilen gefunden. Diese weisen eine markant niedrigere durchschnittliche Aufenthaltsdauer als ♂♂ und ♀♀ der jeweils gleichen Art auf. Mögliche Ursachen für diesen Tatbestand sollen im folgenden kurz angedeutet werden.

Ein methodisch bedingter Fehler auf Grund der kleinen Populationsgrößen in den Gebieten Corbet's Gap, Othnapitiya und Ranawana ist auszuschließen, da sich selbst in dem relativ dicht besiedelten Gebiet N'Eliya diese "Sonderstellung" der Juvenilen feststellen ließ.

Gegen eine zunächst mögliche schwierigere Auffindbarkeit der Jungtiere spricht, daß auf Grund der verwendeten permanenten Markierungsmethode diese selbst nach längeren Zeitabständen noch hätten identifiziert werden können und dann - auf Grund des Wachstums während dieser Phase - leichter hätten wieder gefunden werden können.

Als Ursachen für die geringen Werte für die Juvenilen in Tab.13 kommen damit nur noch entweder eine allgemein erhöhte Migrationsrate bei ihnen und/oder eine im Vergleich zu den Adulten größere Mortalitätsrate, möglicherweise bedingt durch indirekte Konkurrenz (etwa kein Zugang zu Futterquellen) oder direkte Feindeinwirkung (Vögel, Schlangen), in Frage.

Die vorliegenden Daten über die Dynamik der Geschlechts- bzw. Altersklassen in den untersuchten Gebieten werden in Zusammenhang mit der Bedeutung von Austauschprozessen für die bearbeiteten Populationen noch genauer diskutiert (s. Abschn. 7.3.2.).

Diskussion der Populationsschwankungen

Aus Tab.12 und Abb.10 wird ersichtlich, daß C. nigrilabris in N'Eliya die weitaus höchsten Dichten und die geringsten Populationsschwankungen aufweist. Die festgestellten geringen Fluktuationen lassen sich nicht eindeutig interpretieren. Sehr wahrscheinlich haben jedoch der homogene Charakter der Vegetation und der nahezu fehlende anthropogene Einfluß während des Untersuchungszeitraums mit zu dieser stabilen Situation beigetragen.

Frisch geschlüpfte Jungtiere wurden in N'Eliya besonders häufig Ende Februar und Anfang September 1979 beobachtet. Der erstgenannte Zeitpunkt schließt direkt an die trockenste Periode des Jahres in diesem Gebiet an, der zweitgenannte fällt mit dem Ende einer Phase abnehmender durchschnittlicher Niederschlagsmengen zusammen (vgl. Abb.2).

In diesem relativ kalten und feuchten Gebiet könnte ein vergleichsweise trockener Zeitabschnitt im Laufe des Jahres erforderlich sein, um eine optimale Entwicklung der abgelegten Eier zu gewährleisten. Es wäre auch denkbar, daß nach dieser Phase, bedingt durch eine geringere Eiermortalität im Vergleich zu den anderen Jahreszeiten, mehr Jungtiere schlüpfen.

Trotz dieser allgemein stabilen Verhältnisse in N'Eliya hat im Vergleich zu den Männchen ein hoher Austausch an weiblichen und insbesondere an Juvenilen während des Untersuchungszeitraums in der Population stattgefunden (vgl. Tab.13).

Die Population von C. calotes in Corbet's Gap nahm nahezu während des gesamten Untersuchungszeitraums zu, lediglich gegen Ende der Arbeiten (Dez. - Febr. 1980) war ein deutlicher Rückgang festzustellen (s. Abb.10). Möglicherweise liegt diesem Verlauf ein jährlicher Zyklus zugrunde, mit den Minima jeweils um die Jahreswende. Um dies sicher behaupten zu können, hätten die Arbeiten jedoch über einen wesentlich längeren Zeitraum ausgedehnt werden müssen.

Eine wichtige Komponente für die Entstehung der Populationsmaxima im März 1979 und zwischen Aug. und Nov. '79 war das in diesen Zeiträumen beobachtete gehäufte Auftreten von neuen, nicht markierten Juvenilen (vgl. Abb.10). Darüberhinaus wurde im Oktober 1979 ein besonders dichter Bewuchs in diesem Gebiet festgestellt. Dieser Trend in Richtung einer Zunahme der Populationsgröße könnte also mit Veränderungen in der Dichte (und Struktur?) der Vegetation in Corbet's Gap korreliert gewesen sein.

In Othnapitiya hatte sicherlich die Dynamik des Ökosystems Reisfeld, das im Zentrum des Gebietes gelegen war (vgl. Abb.5), auch in Wechselbeziehung zu den Echsenpopulationen gestanden. Der unterschiedliche Pflanzenbewuchs (Dichte und Struktur) sowie der Anbauzyklus und damit zusammenhängend die variierenden Wasserstandsverhältnisse, wirken sehr wahrscheinlich nicht nur auf die Rate und den Erfolg von Migrationsereignissen ein. Damit gekoppelt sind außerdem auch Änderungen im Auftreten bestimmter Insektenarten zu erwarten (e.g. Libellen). Während der Phase der Reisernte (Gr. Ernte: Jan/Febr. '79, Kl. Ernte: Aug. '79) errechneten sich vergleichsweise geringe Populationsdichten. Diese lagen dagegen bei oder kurz nach der Aussaat (April '79, Sept./Okt. '79) deutlich höher. In dieser Zeit sind auch die Reisfelder überflutet. Es dürfte kaum möglich sein, daß sie von den Tieren dann häufig überquert werden. Gerade das Fehlen von Bewuchs würde sie zu einer leichten Beute für Räuber werden lassen.

In Ranawana sind die gegen Anfang und Ende des Untersuchungszeitraums festgestellten hohen Werte für die Populationsgrößen (Abb.10) durch das Auftreten zahlreicher neuer Tiere und durch die v.a. von Okt.-Dez. '79 sehr häufig angetroffenen Juvenilen und Männchen zustande gekommen. Im Mittel relativ stabile Verhältnisse herrschten im Zeitraum von April bis Oktober '79. Dies geht aus den durchschnittlich relativ hohen Anteilen von markierten Echsen gekoppelt mit niedrigen Stichprobengrößen hervor (Abb.8 u. 9). Zu Beginn und gegen Ende der Arbeiten zeichneten sich diese beiden Parameter durch vergleichsweise hohe Werte aus. Durchaus denkbar wäre, daß der Peak im November '79 eine direkte Folge der starken Veränderungen im September des gleichen Jahres ist, wo die Hecken und andere Zierpflanzen in diesem Areal stark zurückgeschnitten worden sind. Daß im Zusammenhang damit Verschiebungen der Streifgebiete "alt eingesessener" Tiere stattgefunden haben, dafür spricht das gehäufte Auftreten von unmarkierten jungen Männchen von *C. versicolor* in der Oktober-Stichprobe.

Die einzigen vorliegenden Daten über fluktuierende Umweltparameter, mit denen die Populationsgrößen in den Untersuchungsgebieten u.U. hätten gekoppelt sein können, waren die entsprechenden Niederschlagsmengen. Es ist bekannt, daß in tropischen Regionen während relativ trockener Perioden die Abundanzen und die Vielfalt von Insekten, der Hauptnahrung der untersuchten Echsen, oft stark reduziert sind (JANZEN 1973, MARSHALL & HOOK 1960, PIPKIN 1965, SNOW & SNOW 1964). Derartige Schwankungen könnten durchaus ständig in den Gebieten stattgefunden haben, gekoppelt mit dem Wechsel von relativ feuchten und trockenen Wetterperioden. Daß dies durchaus wahrscheinlich ist, geht daraus hervor, daß der Versuch, eine Beziehung zwischen mittleren und (so weit vorliegend) aktuellen Niederschlagsdaten von den Untersuchungsgebieten und den gefundenen Populationsgrößen zu ermitteln, in allen 5 Fällen (von Abb.10) positive Korrelationen erbrachte (r -Werte mit durchschnittl. Niederschlagsdaten im Mittel = 0.35), wobei sich sogar ein Wert, trotz der geringen Stichprobengrößen (zwischen 11 u. 14), als signifikant erwies. Dabei handelte es sich um *C. versicolor* aus Othnapitiya ($r = 0.67$, $p < 0.05$, Korrel. mit durchschnittl. Niederschlagsmengen pro Monat f.d. Zeitraum von 1931-1960, Daten aus JAYAMAHA 1969).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Populationsuntersuchungen mit Markier-Wiederfang-Versuchen in den vier ausgewählten, anthropogen stark beeinflussten Gebieten N'Eliya (GN), Corbet's Gap (GC), Othnapitiya (GO) und Ranawana (GR) mit *C. versicolor*, *C. calotes* und der endemischen Art *C. nigrilabris* starke zeitliche Schwankungen der Populationsgröße bei den beiden erstgenannten Arten erkennen ließen. *C. nigrilabris* wies eine relativ stabile Populationsdichte von durchschnittlich 220 Tieren/ha auf.

Durchaus wahrscheinlich ist eine Kopplung des jahreszeitlichen Verlaufs der Populationsgrößen mit den jeweiligen Niederschlagsverhältnissen.

In den beiden Untersuchungsgebieten, wo *C. calotes* und *C. versicolor* sympatrisch vorkamen, war *C. calotes* stets weniger häufig. In dem Gebiet Ranawana betrug deren geschätzte Populationsdichte ca. 16 Echsen/ha, in Othnapitiya war diese so gering, daß keine Populationsgrößen mit dem hier verwendeten Modell von MANLY & PARR (1968) ermittelt werden konnten.

Für das Gebiet Corbet's Gap, in dem *C. calotes* allopatrisch vorkam, lag die Dichte bei etwa 56 Tieren/ha. Sehr ähnliche Werte errechneten sich für *C. versicolor* mit 49 bzw. 48 Echsen/ha für die beiden Gebiete, in denen diese Art sympatrisch mit *C. calotes* vorkam, nämlich Ranawana und Othnapitiya. Also liegen die Dichten von *C. calotes* keineswegs generell so niedrig, wie in den beiden Gebieten, wo diese Art sympatrisch mit *C. versicolor* gewesen ist.

Der Vergleich der Anteile von männlichen, weiblichen und juvenilen Tieren in den Stichproben ergab für alle Gebiete, daß die ♂ durchschnittlich am häufigsten waren (zw. 38% u. 52%). Die Abweichungen vom Geschlechterverhältnis von 1:1 waren allerdings nur in einem Fall signifikant (V in GO). In GN, GC und GO (*C. versicolor*) machten die Jungtiere einen deutlich geringeren Anteil als die Weibchen aus, in GR waren diese im Mittel entweder gleich häufig (*C. versicolor*) oder häufiger als diese (*C. calotes*). An Schwankungen der Populationsgrößen konnten die drei Alters- bzw. Geschlechtsklassen in sehr unterschiedlichem Maß beteiligt sein. Die stabilsten Verhältnisse, was deren Proporz in den Stichproben während des gesamten Untersuchungszeitraums anbetrifft, ergaben sich für N'Eliya.

Die Aufenthaltszeiten in den Gebieten waren zwischen den Geschlechtern nur in N'Eliya signifikant verschieden (♂ durchschn. ca. 9 Mon., ♀ ca. 6 Mon.). Auf Grund der starken Variation ließen sich die entsprechenden Unterschiede bei *C. calotes* und *C. versicolor* nicht absichern. Beide Geschlechter dieser Arten hielten sich im Mittel zwischen 3 und 6 Monate in den jeweiligen Gebieten auf. In allen Fällen eindeutig höhere Turnoverraten zeigten alle Juvenilen im Vergleich zu den adulten Echsen.

6.2. Gelegegrößen und Eiablageperiodizität

Über die Reproduktion der einzelnen Arten in den Untersuchungsgebieten lagen zu wenig Daten für eine vergleichende Analyse vor. Für *C. calotes* (CAL) und *C. nigrilabris* (NIGR) wurde die Frage eines möglichen Eiablageschwerpunktes während des Jahres bereits im letzten Abschnitt angegangen, für die anderen Arten fehlen die entsprechenden Informationen. Aus diesen Gründen konnten lediglich die Gelegegrößen und diese zwischen den *Calotes*-Arten Sri Lankas verglichen werden. Darüber hinaus wird für *C. versicolor* (V) diskutiert, ob Regelmäßigkeiten bezüglich des Eiablagezeitpunktes und der Gelegegrößen innerhalb von Teilen ihres Verbreitungsgebietes (Nepal, Ind. Halbinsel, Sri Lanka) bestehen. Naturgemäß mußten dafür Literaturdaten einbezogen werden. Da es sich also hier um einen relativ eigenständigen Abschnitt innerhalb der Arbeit handelt, erschien es sinnvoll, diesen gesondert darzustellen.

Meine eigenen Befunde über die Gelegegrößen der ceylonesischen Vertreter der Gattung *Calotes* stammen von Daten aus dem Freiland und von in Terrarien gehaltenen Echsens (s. Tab.14).

Die bisher vorliegenden Daten über Gelegegrößen bei einzelnen *Calotes*-Arten zeigen, daß diese innerhalb der Gattung sehr stark variieren können (Daten in FITCH 1970), und zwar zwischen 2 (*C. cristatellus*) und 17 (*C. versicolor*).

Tab. 14. Mittlere Gelegegrößen (G) einiger *Calotes*-Arten Sri Lankas.

Art	N	G	MIN	MAX
LIOC	5	2.2	2	3
NIGR	4	4.0	3	5
CAL	2	7.0	6	8
V	3	7.3	6	9

Leider konnten keine Hinweise auf Gelegegrößen bei den Arten *C. ceylonensis* (CEYL) und *C. liolepis* (LIOL) gefunden werden. DERANIYAGALA (1953) hatte bei CEYL lediglich einmal die Ablage von 5 Eiern festgestellt. Zudem kann die gesamte Variationsbreite der Gelegegrößen aus diesem sehr geringen Datenmaterial natürlich nicht abgeschätzt werden. Deutlich wird jedoch - und dies dürfte wohl allgemeingültig sein - daß die beiden nicht-endemischen Arten größere Gelege produzieren als die endemischen. Nach DERANIYAGALA (1953) wären diese Unterschiede noch ausgeprägter als man auf Grund von Tab.14 erwarten würde. Er gibt für V Gelegegrößen zwischen 6-14 und für CAL von 6-12 Eiern an. Sein Wert von 3 für LIOC stimmt jedoch sehr gut mit meinen Daten überein.

Sehr wahrscheinlich hängen diese Unterschiede zwischen Endemiten und Nicht-Endemiten damit zusammen, daß bei baumbewohnenden Formen, was die Arten CAL und V sicherlich nicht oder in nur geringem Ausmaß sind (vgl. Abschn. 6.4. u. 6.6.), allgemein eine Reduktion der Gelegegrößen zu finden ist (vgl. FITCH 1973, TINKLE et al. 1970).

Da nur sehr wenig über die geographische Variation von Gelegegrößen und die zeitliche Lage der Fortpflanzungsperiode bei Echsen bekannt ist (vgl. etwa FITCH 1970), sollen diese Fragen an Hand von V, der Art, die sich auf Grund ihrer ausgedehnten Verbreitung (s. ERDELEN 1977) sehr gut für einen derartigen Vergleich eignet, diskutiert werden. Aus den vorliegenden Informationen über Gelegegrößen bei V in unterschiedlichen Teilen des Verbreitungsgebietes dieser Art lassen sich folgende Aussagen ableiten (s. Tab.15):

- 1) Die Gelegegröße kann erheblich variieren. Aussagen über die tatsächlichen mittleren Anzahlen von im Freiland abgelegten Eiern lassen sich nur sehr bedingt machen.
- 2) Sehr wahrscheinlich dürften die hohen Eizahlen, wie sie v.a. in N-Indien gefunden wurden, in Sri Lanka nicht oder zumindest nicht so häufig vorkommen.

Die Daten in Tab.15 sprechen, abgesehen von den Werten für die Kathmandu-Population, denen als einzige keine Freilandbeobachtungen zugrunde liegen, sondern Präparationen an Museumsmaterial, für eine enge Kopplung zwischen feuchter Jahreszeit und der Eiablageperiode. Dies scheint bei tropischen Echsen häufiger vorzukommen (vgl. TURNER 1977).

Die vermutete, vergleichsweise geringe Gelegegröße für *C.versicolor* aus Kathmandu könnte dadurch bedingt sein, daß die entsprechenden Stichproben von den Monaten März bis Mai stammen (s. ERDELEN 1977). Es wäre nämlich durchaus denkbar, daß viele Eier im Körper des Muttertieres zu dieser Zeit noch nicht weit genug entwickelt sind, um eindeutige Schlüsse auf die Größe des Geleges und den genauen Zeitpunkt der Eiablage zuzulassen. Andererseits könnte aber auch in der größeren Höhe und dem damit verbundenen rauheren Klima eine kleine Gelegegröße, mit einem geringeren Energieaufwand pro Eiablage für die Weibchen als unmittelbare Folge davon, selektiven Vorteil besitzen. Eine möglicherweise fehlende Übereinstimmung zwischen der Reproduktionsphase und der feuchtesten Jahreszeit (vgl. Tab.15) könnte in dieser Region dadurch bedingt sein, daß in der großen Höhenlage die Temperaturverhältnisse zusätzlich zur Feuchtigkeit für den Zeitpunkt der Eiablage ausschlaggebend sind.

Tab. 15. Intraspezifischer Vergleich der Gelegegrößen (G) bei *C.versicolor*. Einzelwerte = Mittelwerte. Klima- und Höhenangaben aus MÜLLER (1980). Gelegedaten aus ASANA (1931)=(A), ERDELEN (1977)=(E), IYER (1942)=(I), McCANN (1937)=(Mc), MINTON (1966)=(M) und PANDHA & THAPLIYAL (1967)=(P). Jeweilige Autorenabkürzungen in Klammern hinter den Ortsangaben.

Land	Ort	Höhe (mNN)	G	Reprod.- Phase	Feuchteste 3 Monate
Nepal	Kathmandu(E)	1337	12.64	März - Mai	Juni - Aug.
Indien	Varanasi(P) ¹⁾	98	1 - 23	Juli - Aug.	Juli - Sept.
Indien	Ahmedabad(A)	50	11 - 23	Mai - Sept.	Juni - Aug.
Indien	Salsette Is.(Mc) ²⁾	11	16.60	April - Aug.	Juni - Aug.
W-Pakistan	Karachi(M)	4	6 - 19	Juni - Sept.	Juni - Aug.
S-Indien	Bangalore(I)	920	?	Mai - Nov.	Aug. - Okt.
Sri Lanka	---	---	7.3 (6-9)	Ganzjährig	Mai - Sept. + Dez. - Febr.

Für Sri Lanka liegen allerdings die mittleren Werte für die monatlichen Niederschlagsmengen noch wesentlich über denen der feuchtesten Monate in N- und NW-Indien, selbst wenn man nur die trockenste Jahreszeit in Sri Lanka betrachtet (vgl. etwa DOMRÖS 1976, MÜLLER 1980). Daher dürfte es sehr wahrscheinlich sein, daß dort und möglicherweise auch in S-Indien (Daten von Bangalore in Tab.15), diese eindeutig ausgeprägte Reproduktionsphase nicht gegeben ist. Dies würde auch dann zutreffen, wenn der Reproduktionszyklus mit dem jahreszeitlichen Temperaturverlauf und der Photoperiodik zusammenhängt, wie von MISRA NEE HALDAR & THAPLIYAL (1980) zumindest für die ♂ von V angenommen wurde.

In Sri Lanka wurden Eiablagen von V Ende März und Mitte Dezember beobachtet. Weibchen, die unmittelbar vor der Eiablage gestanden haben müssen, wurden Ende Mai und im April angetroffen. Ein weiterer, wenn auch indirekter Hinweis auf die Eiablageperiode ergab sich aus dem Auftreten frisch oder vor kurzem geschlüpfter Jungtiere: Rechnet man von deren Auftreten in einer groben Näherung um 2 1/2 Monate (= 75d) zurück, so müßten Eier in den Monaten Jan., Febr., April, Mai, Juni und Sept. abgelegt worden sein, also mehr oder weniger kontinuierlich während des gesamten Jahres. Diesem Rückrechnen liegt die Annahme zugrunde, daß die gefundenen Jungtiere bereits einige Tage alt sind und die Inkubationsdauer der Eier 69 bis 76 Tage dauert (DERANIYAGALA 1953). Anhaltspunkte für eindeutig ausgebildete Schwerpunkte der Eiablage im Laufe des Jahres konnten nicht gefunden werden. Die einzige im Freiland festgestellte Dauer für die Heranreifung der Eier betrug für ein Gelege von V in Othnapitiya (7 Eier) allerdings nur 56 Tage. Inwieweit diese Größe überhaupt variieren kann bzw. gekoppelt mit den unterschiedlichen Klimabedingungen in verschiedenen Teilen Sri Lankas in ihrer Dauer fluktuieren kann, läßt sich derzeit nicht abschätzen.

Möglicherweise könnte V, wenn es sich um eine aus Indien nach Sri Lanka eingewanderte Art handeln sollte (vgl. DERANIYAGALA 1959), präadaptiert für einen ganzjährigen Reproduktionszyklus gewesen sein. Als Evidenz hierfür könnte die während keiner Jahreszeit gefundene völlige Inaktivität der männlichen Gonaden und die bereits in N-Indien festgestellte lang andauernde Phase geschlechtlicher Aktivität gesehen werden (vgl. MISRA NEE HALDAR & THAPLIYAL 1980). Offensichtlich scheint dieser Tatbestand öfters, gerade bei subtropischen und tropischen Echten gegeben zu sein, wobei allerdings die tatsächliche Paarungszeit durch die Fortpflanzungsperiode der Weibchen bestimmt wird (BELLAIRES 1971). In wieweit die ♀♀ von V auch eine diesbezügliche Schlüsselfunktion in Sri Lanka ausüben, muß offen bleiben. Wenn die gefundene Gelegegröße von etwa 7 bei V (Tab.14) auch der mittleren Größe für ganz Sri Lanka entsprechen sollte, so könnte innerhalb des Verbreitungsgebietes oder zumindest von Indien nach Sri Lanka eine von N nach S immer weniger stark ausgeprägte Jahreszeit der Eiablage, also ein Trend zur Eiablage während des ganzen Jahres, gekoppelt mit einer Reduktion der Gelegegröße gegeben sein. Dabei wird davon ausgegangen, daß mehrere Eiablagen pro ♀ während des Jahres möglich sind. Evidenzen hierzu liegen für *C.liocephalus* und *C.calotes* vor (Terrarien- und Freilanddaten). *C.versicolor* wäre folglich eine Echtenart, die innerhalb ihres ausgedehnten Verbreitungsgebietes in Abhängigkeit davon, wie stark die jeweiligen jahreszeitlichen Klimaschwankungen (Niederschlagsverhältnisse und Temperaturverlauf) ausgeprägt sind, sehr in ihrem Reproduktionsverhalten variieren kann. Meines Wissens liegen bisher keine vergleichbaren Daten von Echten auf intraspezifischer Ebene vor.

6.3. Aktivitätsmuster

Im folgenden wird eine vergleichende Betrachtung aller aufgenommenen Aktivitäten, also sowohl der in den Untersuchungsgebieten als auch im Rahmen der Analysen der geographischen Variation und Verbreitung vorliegenden Daten, durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Abb.11 dargestellt.

Da es nicht Ziel der vorliegenden Arbeit war, eine detaillierte Verhaltensstudie vorzunehmen, erschien es angebracht, hier nicht einzelne Unterschiede in den beobachteten Aktivitäten zu analysieren, sondern vielmehr nach Trends bzw. Gemeinsamkeiten zu suchen. Aus diesem Grund wurde auch nicht auf statistisch signifikante Unterschiede geprüft. Ausgangspunkt für die hier beschriebenen Befunde ist die vorgenommene Einteilung des Verhaltens in Kategorien (s. Tab.6).

In allen Häufigkeitsverteilungen in Abb.11 macht die Kategorie "Beobachten (= W) den größten Anteil am Gesamtspektrum aus, d.h. die Tiere saßen die meiste Zeit bewegungslos an bestimmten Stellen im Habitat und beobachteten ihre Umgebung.

Für diese carnivoren Tiere entspricht eine derartige Strategie einem "Warte-Räuber" ("sit-and-wait-strategy", PIANKA 1966, SCHOENER 1969a, 1969b). Dies scheint für die Agamiden, zu denen die untersuchten Arten zählen, und für ihr Neu-Welt-Äquivalent, die Iguaniden, allgemein zuzutreffen (STAMPS 1977).

Ein derartiges Verhalten hat insofern adaptive Bedeutung, als relativ wenig Energie für das Auffinden der Beute aufgewandt werden muß und die Echsen vor Räubern, wie etwa Vögeln oder Schlangen, dadurch einen bestimmten Schutz haben, daß sie sich nur selten bewegen. Zudem kann eine Echse durch ununterbrochenes Beobachten ihres Umfeldes auch Bewegungen ihrer Feinde eher registrieren.

Während also die Kategorie "W" in allen Häufigkeitsdiagrammen eindeutig den größten Anteil ausmacht, zeigt sich ein vergleichsweise heterogenes Bild, was die anderen Aktivitätskategorien anbetrifft.

Der Anteil an Bewegungsaktivität (= Kategorie 4 in Abb.11) ist in allen Untersuchungsgebieten und bei allen drei dort vorkommenden Arten (*C.versicolor*, *C.calotes*, *C.nigrilabris*) bei den Juvenilen im Vergleich zu den Adulten beider Geschlechter am höchsten. Dies steht in Einklang mit der Tatsache, daß die Jungtiere meist innerhalb der Territorien bzw. Streifgebiete adulter Tiere geboren werden, wo sie sich nicht oder nur schwer behaupten können. Abgesehen von *Othnapitaya* (GO), wo die ♀♀ von *C.calotes* (CAL) nie bei einer Bewegungsaktivität beobachtet wurden, lag diese Verhaltenskategorie im allgemeinen bei den Weibchen etwa gleich hoch oder höher als bei den Männchen. Auf Grund der geringen Stichprobengrößen konnte auf entsprechende Zusammenhänge nur mit den Daten aus den Untersuchungsgebieten geprüft werden.

Die Kategorie Nahrungssuche und -aufnahme ist bei CAL in GO bei den ♀♀ am häufigsten (im Vergleich zu den ♂♂ und J) angetroffen worden, in GR und GC hingegen weisen ♂♂, ♀♀ und J sehr ähnliche diesbezügliche Anteile auf. Bei V hingegen sind einmal die ♀♀ (GR), dann die ♂♂ (GO) öfters bei der Futtersuche bzw. beim Fressen beobachtet worden.

Diese Aktivitäten laufen in der Regel sehr schnell ab und können damit bei Kurzzeitbeobachtungen, wie sie hier vorliegen, nur relativ selten festgestellt werden. Zudem hängt die Wahrscheinlichkeit, ein Tier beim Fressen anzutreffen, von der Dauer des Fraßaktes selbst ab, die wiederum eine Funktion von der Größe und Anzahl der aufgenommenen Beuteobjekte ist.

Auf Grund dieser komplexen Situation, was das Nahrungsverhalten anbetrifft, ist es nicht möglich, aus den registrierten Häufigkeiten Rückschlüsse auf Beutepräferenzen oder auf die Energetik des Fraßverhaltens zu ziehen.

Bei den in Tab.6 unter Sozialverhalten zusammengefaßten Aktivitäten handelt es sich um Verhaltensweisen, die bei Echsen bekanntermaßen in Zusammenhang mit intraspezifischer Kommunikation stehen (s. etwa CARPENTER & FERGUSON 1977).

Diese wurden in den vorliegenden Untersuchungen bis auf eine Ausnahme (V in GO) immer von den ♂♂ der jeweiligen Art am häufigsten ausgeübt. Das kann als Hinweis darauf gesehen werden, daß die Geschlechter zumindest unterschiedlich stark auf andere Artgenossen in ihrer Nähe reagieren. Möglicherweise ist der Befund auch dahingehend interpretierbar, daß die ♀♀ der untersuchten Arten nicht territorial sind im Gegensatz zu den ♂♂. Das ließ sich aus den vorliegenden Beobachtungen allerdings nicht zweifelsfrei entnehmen (vgl. Diskussion).

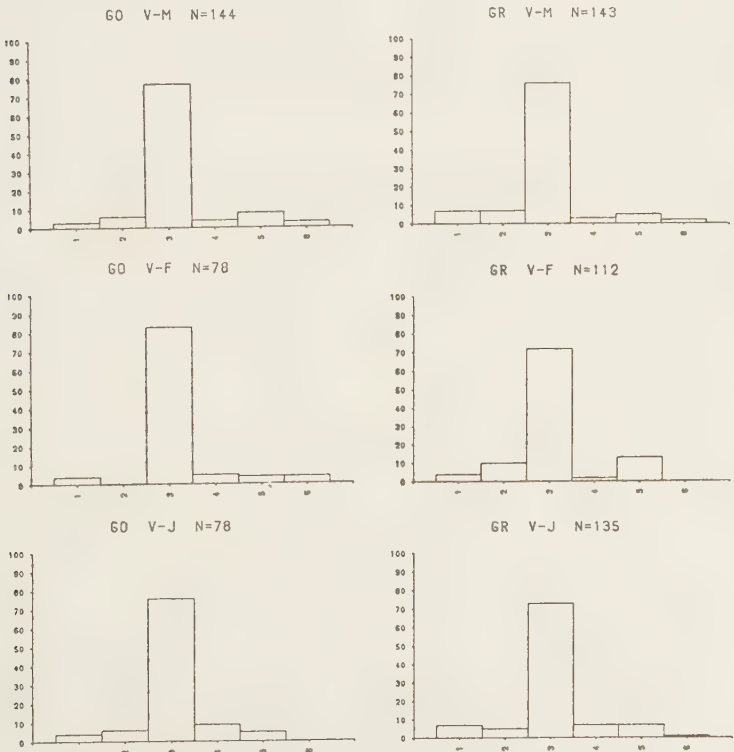


Abb.11. Häufigkeitsverteilungen der Aktivitäten.
Abszisse: Aktivitätskategorien: 1 = "Ruheverhalten", 2 = Sonnen, 3 = Beobachten, 4 = Lokomotion, 5 = Nahrungssuche bzw. -aufnahme, 6 = Sozialverhalten. Definitionen s. Tab.6. Ordinate: Relative Häufigkeiten (in %). GO = Othnapitiya, GR = Ranawana, GN = N'Eliya, GC = Corbet's Gap. VV = Stichproben außerhalb der Unters.-Gebiete (Daten aus Analyse d. geogr. Verbreitung und Variation). Artabkürzungen: V = C.versicolor, LIOL = C.liolepis, LIOC = C.lioccephalus, CEYL = C.ceylonensis, NIGR = C.nigrilabris, CAL = C.calotes. M = ♂♂, F = ♀♀, J = Juvenile. N = Stichprobengrößen.

FO CAL-M N=32



GR CAL-M N=41



GC CAL-M N=92



GO CAL-F N=29



GR CAL-F N=37



GC CAL-F N=69



GO CAL-J N=13



GR CAL-J N=51



GC CAL-J N=50



VV LIOL N=15



GN NIGR-M N=561

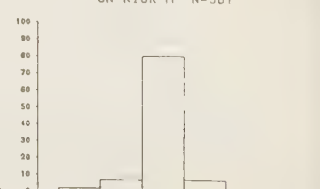
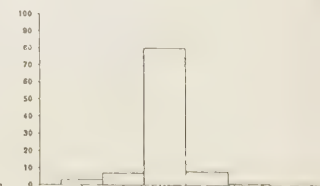


Abb. 11. (Forts.)

VV LIOL N=30



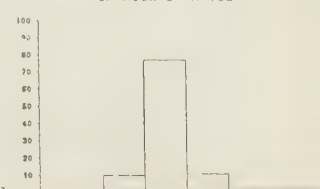
GN NIGR-f N=477



VV CEYL N=4



GN NIGR-J N=192



Von den waldbewohnenden Arten LIOC, LIOL und CEYL wurde nie ein Tier beim Sonnenbaden (= Kategorie 2 in Abb.11) angetroffen. Das ist wohl darauf zurückzuführen, daß - wenn sie es tatsächlich tun - diese Aktivität natürlich nur dort ausgeübt werden kann, wo entsprechende Strahlungsverhältnisse herrschen, d.h. bei den baumbewohnenden Arten wohl am ehesten im Kronenbereich, wo die Echsen nicht beobachtet werden konnten. Eine andere Alternative wäre, daß es sich um schattenliebende Formen handelt, die sich nie oder nur selten dem Sonnenlicht aussetzen.

Bei den drei genauer untersuchten Arten V, CAL und NIGR besteht eine eindeutige Beziehung zwischen der Höhenlage der Gebiete und dem Anteil, den B an den Gesamtaktivitäten ausmacht: Je höher das Gebiet liegt, umso höher ist der Anteil der Kategorie "B" an den Gesamtaktivitäten (Korrel. f. alle Werte in Tab.16: $r = 0.61$, $p > 0.05$, $N = 8!$). Am höchsten liegt er, errechnet für jeweils alle Tiere, in N'Eliya, dem kühlgsten der Untersuchungsgebiete, mit 8 % (s. Tab.16). Dort ist auch am ehesten zu erwarten, daß das Erreichen einer für die Ausübung aller Aktivitäten optimalen Körpertemperatur in starkem Maße durch die vorherrschenden Witterungsbedingungen gesteuert wird.

Tab. 16. Prozentualer Anteil von "B" am Gesamtaktivitätsspektrum in Abhängigkeit von der Höhe (mNN) des Gebietes. Abkürzungen s. Legende von Abb.11.

GO	120	V	4	CAL	0
GR	485	V	8	CAL	2
VV	240	V	2	-	-
VV	490	-	-	CAL	1
GC	1200	-	-	CAL	4
GN	1900	-	-	NIGR	8

Keine einheitlichen Ergebnisse ergab der Vergleich von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen. Während bei NIGR der prozentuale Anteil des Sonnenbadens am Gesamtspektrum bei diesen drei Klassen etwa gleich hoch liegt, ist das Bild bei V und CAL wesentlich komplexer. Bei CAL wurde in Othnapitiya (GO) bei keinem Tier, in Ranawana (GR) nur bei den Männchen und in Corbet's Gap bei ♂♂, ♀♀ und J mit ähnlichen Häufigkeiten "B" registriert. Bei V wurde dies in GR am häufigsten bei den ♀♀ beobachtet, in GO wurde hingegen kein einziges Weibchen beim Sonnenbaden angetroffen.

Möglicherweise kommt diesem Verhalten eine sehr unterschiedliche Bedeutung zu und dies nicht nur in Hinsicht auf die Höhenlage eines Gebietes, sondern auch in Bezug auf Geschlecht und/oder Alter bzw. Körpergröße der Tiere.

6.4. Mikrohabitatpräferenzen

6.4.1. Nutzung von Habitatstrukturen

Die Auswertung der "Präferenzen" für bestimmte Habitatstrukturen umfaßte nur die Daten, wo Tiere am Boden bzw. an Pflanzenteilen angetroffen wurden, also natürliche Strukturen. Anthropogene Strukturen (Hauswände etc.) wurden nicht berücksichtigt, da sie nur schwer untereinander bzw. mit diesen natürlichen Strukturen verglichen werden können.

Im folgenden wird unter "Mikrohabitatpräferenzen" die bevorzugte Nutzung im Sinne von relativen Aufenthaltshäufigkeiten (in %) der Echsen an bestimmten Strukturen bzw. Orten in den Gebieten verstanden.

Die Ergebnisse über diese "Nutzung" der einzelnen, in die Analyse einbezogenen Strukturen sind in Abb.12 dargestellt.

In Übereinstimmung mit ihrer bisher nur auf Grund einzelner Literaturdaten vermuteten arborealen Lebensweise wurden die Arten *C.eylonensis* (CEYL), *C.liocephalus* (LIOC) und *C.lioilepis* (LIOL) fast nur an Bäumen (= Kategorie 4, Abb.12) angetroffen. Nur gelegentlich wurden sie, v.a. LIOC, auch in anderen Vegetationsschichten festgestellt.

C.nigrilabris (NIGR) nutzte hingegen die Strauchschicht (= Kategorie 3) am häufigsten.

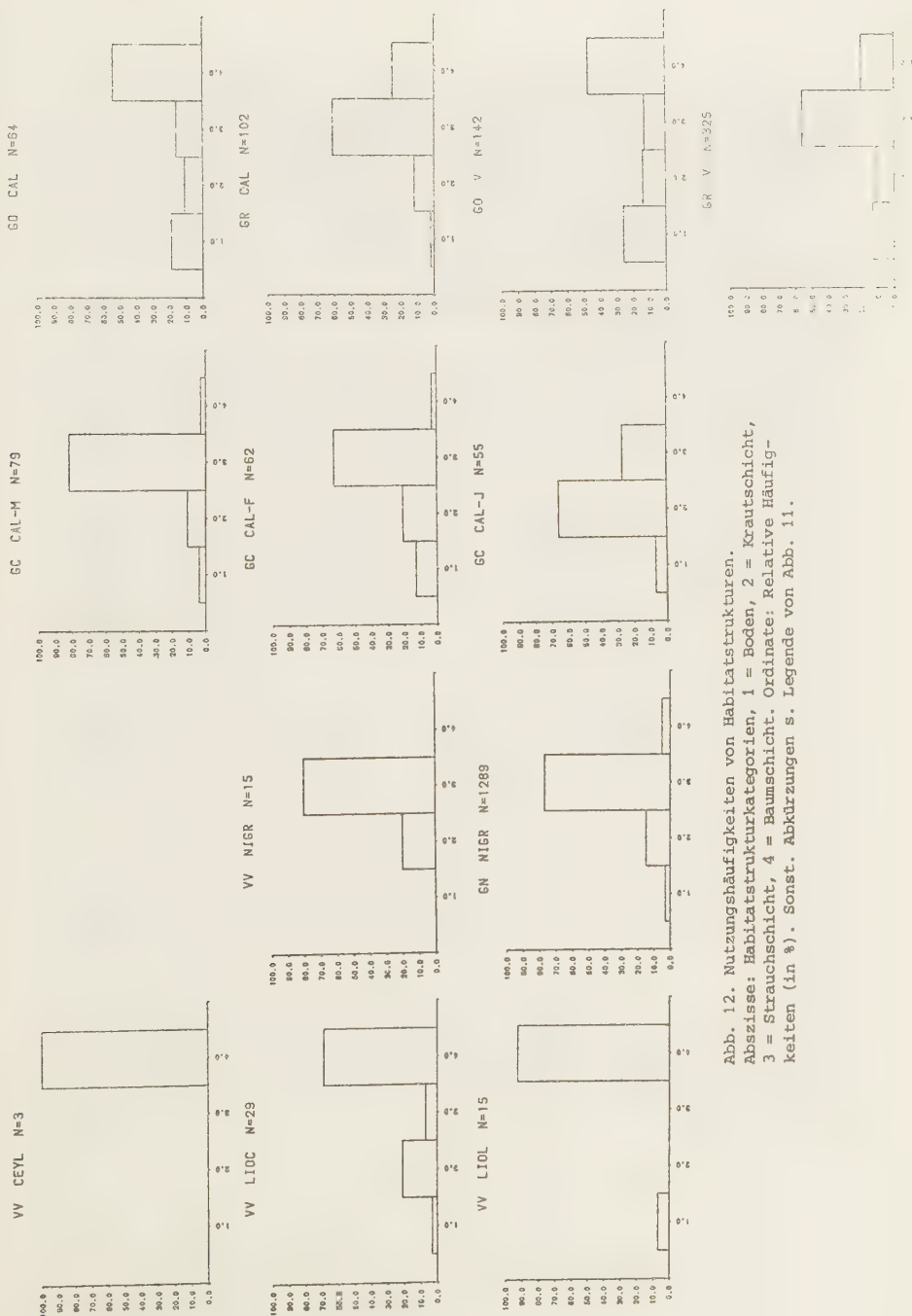
C.versicolor (V) wurde in *Othnapitiya* (GO) in der Baumschicht am häufigsten, am zweithäufigsten am Boden angetroffen. In *Ranawana* (GR) ist hingegen der höchste Prozentsatz in Abb.12 für die Strauchschicht zu verzeichnen, gefolgt von der Baumschicht.

Für *C.calotes* (CAL) sind die in GO und GR am häufigsten und zweithäufigsten genutzten Habitatstrukturen mit denen von V identisch (also 1.Baum/2.Boden bzw. 1.Strauch/2.Baum). In *Corbet's Gap* (GC) machen die Strauch- und Krautschicht die beiden größten Anteile aus.

Insgesamt betrachtet erweisen sich also CAL und V sehr variabel, was die Nutzung der hier untersuchten Strukturen anbetrifft. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß die relativen Aufenthaltshäufigkeiten nicht nur von den eigentlichen Präferenzen der Tiere abhängen, sondern auch von der Häufigkeitsverteilung der einzelnen Habitatstrukturtypen. Letztere waren aus technischen Gründen allerdings nicht feststellbar.

Die Häufigkeitsverteilungen der Männchen, Weibchen und Juvenilen sind bei NIGR nahezu identisch (aus Platzgründen nicht abgebildet). Lediglich die ♂♂ sind in der Baumschicht häufiger zu finden, was durch deren allgemein größere Mobilität und damit höherer Wahrscheinlichkeit, auch einmal an einem Baum angetroffen zu werden, zusammenhängen könnte. Es könnte auch mit deren Sozialverhalten in dem Sinne gekoppelt sein, daß Bäume einen besseren Überblick über das eigene "Territorium" ermöglichen u./od. als bevorzugte Plätze für die Ausübung des Display-Verhaltens (HB, PU etc., vgl. Tab.6) aufgesucht werden ("Display Sites"). Dieses wurde ja bei den ♂♂, wenn auch in geringem Ausmaß, ähnlich der hier vorliegenden nicht stark ausgeprägten Unterschiede, auch bei den Aktivitäten häufiger als bei den ♀♀ registriert (vgl. Abschn. 6.3.).

Bei CAL und V fällt beim Vergleich von ♂♂, ♀♀ und J auf, daß in allen Gebieten die ♀♀ häufiger am Boden anzutreffen waren als die ♂♂ (nicht abgebildet). Auch dieser Befund dürfte mit der fehlenden oder zumindest weniger stark ausgeprägten Territorialität der ♀♀ zusammenhängen und auch mit der in den meisten Fällen öfters bei den ♀♀ beobachteten Bewegungsaktivität (s. Abb.11).



Auf Grund der keineswegs geschlossenen Vegetationsdecke konnten größere Strecken innerhalb der Gebiete nur dadurch von den Tieren zurückgelegt werden, daß sie sich auf dem Boden fortbewegten. Bei Fluchtreaktionen versuchten die Echsen auch meist nicht, sich in der Vegetation fortzubewegen, wo sie in der Regel keine größeren Distanzen zurücklegen können, sondern sie kamen erst auf den Boden herab und flüchteten dann.

In den Gebieten GR und GO zeigen die Juvenilen beider Arten, also von CAL und V, sehr ähnliche Häufigkeitsverteilungen, die ziemlich genau dem Gesamtspektrum für die Arten entsprechen (nicht abgebildet). In GC hingegen ist für CAL eine deutliche Trennung bei ♂♂, ♀♀ und Juvenilen festzustellen. Diese innerartlichen Unterschiede können als echte Präferenzen angesehen werden.

Da in Corbet's Gap die Baumschicht nicht oder kaum ausgeprägt ist, ist auch der prozentuale Anteil an Tieren in dieser Kategorie (=4) relativ niedrig. Hoch ist dagegen der Prozentsatz an adulten Tieren, der in der Strauchschicht angetroffen wurde. Möglicherweise damit zusammenhängend, daß andere Vegetationsschichten von den Adulten genutzt wurden, wurden die Jungtiere meist in der Krautschicht vorgefunden (vgl. Diskussion).

Bei NIGR ergibt der Vergleich des Untersuchungsgebietes (GN) mit den Daten aus Primärvegetationstypen (vgl. Abb.12, VV NIGR), also Nebelwaldgebieten, in denen eine Strauchschicht nicht oder nur sehr gering ausgebildet ist (vgl. DOMRÖS 1976, GAUSSEN et al. 1968), eine starke Übereinstimmung bezüglich der am häufigsten genutzten Vegetationsschicht, nämlich der Strauchschicht (= Kategorie 3). Dies deutet darauf hin, daß nicht die artenmäßige Zusammensetzung, sondern vielmehr der strukturelle Aufbau der Vegetation für diese Art von Bedeutung ist.

Innerhalb der Gebiete, wo CAL und V sympatrisch vorkommen (GO und GR), stimmen die Nutzungskurven für die einzelnen Vegetationskategorien bei beiden Arten in hohem Maße überein (Abb.12). Dies gilt jedoch nur innerhalb des jeweiligen Gebietes, zwischen GO und GR sind eindeutige Unterschiede festzustellen. In GO sind die beiden Arten CAL und V am häufigsten an Bäumen angetroffen worden, in GR an Sträuchern.

Möglicherweise hängen diese gebietsspezifischen Unterschiede mit Verschiedenheiten in der Ausbildung der Vegetationsstruktur zusammen. So dürfte das Strauchangebot in Ranawana während des Untersuchungszeitraums "besser" gewesen sein als in Othnapitiya. Eine Quantifizierung derartiger Unterschiede ist allerdings auf Grund des Fehlens entsprechender Daten nicht möglich. Also können keine Aussagen über die tatsächlichen Präferenzen der Arten in den Gebieten gemacht werden.

Auf jeden Fall zeigen diese Ergebnisse, daß die Vegetationsschichten als Strukturelemente der Raumnische von *C.versicolor* und *C.calotes* in den Gebieten GO und GR in sehr ähnlicher Weise genutzt (im obigen Sinn) worden sind. Die in diesem Zusammenhang zu stellende Frage nach möglicher Konkurrenz wird erst bei der Betrachtung aller untersuchten Parameter der Raumnische diskutiert.

6.4.2. Vertikalkomponente

Nachdem im vorangehenden Abschnitt die Strukturnutzung als Komponente der Raumnische untersucht wurde, sollen jetzt die Höhen über dem Boden, in denen die Echsen angetroffen wurden (= HAG = Height Above Ground), betrachtet werden. Damit war auch direkt überprüfbar, ob das Antreffen an ähnlichen Mikrohabitatstrukturen, wie etwa im Falle von V und CAL in GO und GR (s. Abb.12), auch eine tatsächliche räumliche Überlappung bzw. Trennung im Aufenthaltsmuster der beiden Arten widerspiegelt.

Um eine bessere Vergleichsmöglichkeit zum vorigen Abschnitt zu haben und um die schwerpunktmäßige Nutzung der Höhen im Sinne von Aufenthaltsanteilen (vgl. Abschn. 6.4.1.) zu charakterisieren, werden im folgenden die Medianwerte der entsprechenden Häufigkeitsverteilungen betrachtet (s. Tab.17 u. 18). Aus Platzgründen sind diese (insgesamt 30 Verteilungen) nicht abgebildet.

Aus Tab.17 ist ersichtlich, daß die HAG-Daten für CEYL, LIOC und LIOL sehr gut mit den Häufigkeitsdiagrammen in Abb.12 übereinstimmen: Diese Arten nutzen die Baumschicht am intensivsten und kommen demzufolge in größeren Höhen in der Vegetation vor.

Für NIGR erweisen sich die Biotope mit Primärvegetation und das Untersuchungsgebiet (GN) als sehr ähnlich: In beiden Fällen nahezu gleiche Medianwerte, die einem Schwerpunkt der vertikalen Verteilung im Habitat zwischen 50-100 cm über dem Boden entspricht, also den Bereich der Strauchschicht darstellt.

Bei den ♂ lag hier der Medianwert etwas höher als bei den ♀♀ (Tab.18), was wiederum mit den oben (Abschn. 6.4.1.) erwähnten Gründen zusammenhängen könnte.

Tab. 17. Medianwerte HAG. Klasseneinteilung: 1=0cm (Boden), 2=1-50, 3=51-100, 4=101-150, 5=151-200, 6=> 201. N = Stichprobengrößen.

Gebiet	Art	Medianw.	N	Gebiet	Art	Medianw.	N
GR	V	2.77	423	VV	V	3.51	416
GO	V	3.24	321	VV	CAL	4.19	73
GO	CAL	3.93	82	VV	CEYL	4.50	4
GR	CAL	3.97	142	VV	LIOC	4.58	31
GC	CAL	3.13	233	VV	LIOL	5.56	15
GN	NIGR	2.99	1297	VV	NIGR	3.00	15

Beim Vergleich der Medianwerte für V und CAL in den Untersuchungsgebieten und von den anderen Fundorten ("VV") fällt auf, daß die Unterschiede bei CAL relativ gering sind, bei V hingegen sehr stark ausgeprägt zu sein scheinen. Letzteres ist sehr wahrscheinlich dadurch bedingt, daß bei VV der Großteil der Fundorte in der Trockenzone liegt und somit die HAG-Werte nicht von allen Höhen- und Klimazonen gleichermaßen stammen.

Bereits in den Untersuchungsgebieten GO und GR deutet sich diese Verschiedenheit zwischen Bergland und Flachland an: Für GR, das im Bergland liegt, ist der Wert niedriger als für GO.

Für CAL ist die umgekehrte Situation zutreffend: Je höher der Fundort liegt, umso höher kommen die Tiere in der Vegetation vor. Die Unterschiede sind jedoch in Relation zu V nur schwach ausgeprägt.

Da die VV-Werte am ehesten repräsentativ für die Verbreitungsgebiete der einzelnen Arten sein dürften und dadurch keine Überbewertung der Untersuchungsgebiete durch die von dort vorliegenden sehr großen Stichproben die Ergebnisse beeinflussen konnte, wurden diese für den interspezifischen Vergleich aller Arten herangezogen.

Ähnlich wie bei der Auswertung der elektrophoretischen Arbeiten wurde hierzu eine UPGMA-Cluster-Analyse durchgeführt (Abb.13, Methodik s. Abschn. 6.5.2.).

Während LIOL sich mit den höchsten Werten eindeutig von allen anderen Arten abhebt, bilden die beiden arborealen Arten CEYL und LIOC das Cluster mit den größten Ähnlichkeitswerten ($s = 0.97$). CAL liegt in der Höhennutzung der Vegetation intermediär zwischen den Baumbewohnern und dem Artencluster aus NIGR und V, den beiden Arten mit den niedrigsten HAG-Werten.

In allen Fällen muß berücksichtigt werden, daß gleiche HAG-Werte nicht notwendigerweise Überlappung im räumlichen Vorkommen implizieren (horizontale Trennmöglichkeit).

Während die Häufigkeitsverteilungen in Abb.12 und folglich auch die entsprechenden, ebenfalls berechneten, Medianwerte für CAL und V jeweils in GO und GR nahezu identisch sind, sind diese für HAG doch vergleichsweise unterschiedlich, wobei die beiden Arten im Gebiet Othnapitiya stärker überlappen (vgl. Tab.17). Möglicherweise hängt dies damit zusammen, daß die Dichten der CAL-Population hier nie die Werte des Gebietes Ranawana erreichten (vgl. Diskussion).

Die im Vergleich zu GC relativ höheren Werte für CAL könnten einfach die besondere Art der Vegetationsstruktur, hauptsächlich das Fehlen einer Baumschicht in GC, widerspiegeln oder aber durch Konkurrenz mit V bedingt sein.

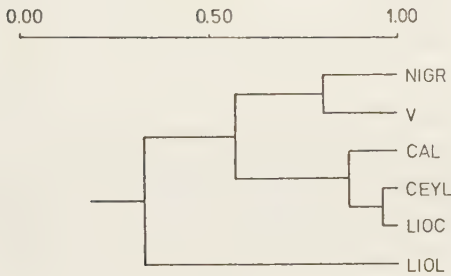


Abb. 13. Ähnlichkeitsbeziehungen in der Nutzung der Vegetationshöhen (HAG). UPGMA-Clusteranalyse (vgl. SNEATH & SOKAL 1973 u. Abschn. 6.5.2.). Abszisse: Ähnlichkeitswerte. Ordinate in willkürlichen Einheiten. Nur VV-Material.

Betrachtet man die Medianwerte von ♂♂, ♀♀ und Juvenilen der einzelnen Arten gesondert, so fällt zunächst auf, daß diese bei den ♂♂ durchwegs am höchsten sind (Tab.18). Dies wurde von ANDREWS (1971) auch für *Anolis (polylepis)* gefunden und vorwiegend mit der Ausübung sozialer Aktivitäten, v.a. zwischen Männchen, begründet. Die ♀♀ scheinen größere Höhen im Habitat zu bevorzugen als die Jungtiere. Damit nicht in Übereinstimmung sind nur die Werte für J von CAL in GO und für NIGR.

Im ersteren Fall könnte die geringe Stichprobengröße (N = 12) für diesen "erhöhten" Medianwert verantwortlich gewesen sein, während dies bei NIGR u.U. mit der am stärksten ausgeprägten B-Aktivität zusammenhängen könnte (vgl. Abschn 6.3.) oder allgemein mit der größeren Bedeutung des möglichst schnellen Erreichens einer Körpertemperatur, bei der alle Aktivitäten in dem dortigen, relativ kalten Klima in vollem Umfang ausgeführt werden können. Dementsprechend sind auch die Medianwerte von ♂♂, ♀♀ und J bei NIGR insgesamt am ähnlichsten (vgl. Tab.18).

Tab. 18. Vergleich der Medianwerte HAG, nach Geschlecht und Altersklassen aufgeteilt. Klasseneinteilung wie in Tab.17. M = Männchen, W = Weibchen, J = Juvenile. N = Stichprobengrößen.

Gebiet	Art	M	N	W	N	J	N
GR	V	3.52	153	2.47	120	2.33	133
GO	V	3.92	149	3.07	85	2.55	63
GO	CAL	4.63	35	3.50	32	3.83	12
GR	CAL	4.55	45	3.90	38	3.60	55
GC	CAL	3.79	96	3.02	78	2.31	55
GN	NIGR	3.17	581	2.84	510	2.88	188

6.4.3. Horizontalkomponente

Der oben angestellte Vergleich der Mikrohabitatangaben hatte bereits ergeben, daß zumindest für die in GO und GR sympatrisch vorkommenden Arten CAL und V Unterschiede nicht hinsichtlich der Art der Strukturelemente der Vegetation bestehen, wohl aber in der Nutzung der Vegetationshöhen (Tab.16). Eine weitere Möglichkeit räumlicher Trennung ist bezüglich des genauen Ortes gegeben, also unabhängig von der dritten Dimension Höhe.

Zur Bestimmung dieser Aufenthaltsorte wurden die Positionen der während der Stichprobennahmen gefundenen Tiere an Hand von Markierungen im Gelände (Bäume, Zaunpfähle etc.) mittels Kompaß und Maßband bestimmt und für die Auswertungen in Koordinatenwerte umgerechnet. Das entsprechende Bezugskoordinatensystem wurde jeweils so definiert, daß es die gesamte Fläche der Untersuchungsgebiete umfaßte.

Damit war es möglich, die Intensität der Nutzung bestimmter Teile der Gebiete durch die einzelnen Arten bzw. Geschlechts- und Altersklassen während des Untersuchungszeitraums vergleichend zu analysieren.

Gerade für Agamiden liegen nur sehr spärliche Angaben über die Art der Raumnutzung vor. Allgemein ist darüber bei tropischen Echsen kaum etwas bekannt, meist handelt es sich um Laboruntersuchungen und zudem stammt das Datenmaterial darüber in der Regel von Arbeiten, die in Nordamerika durchgeführt worden sind.

Für die folgenden Auswertungen wurde nicht berücksichtigt, ob die Aufenthaltsorte jeweils in mehreren Fällen vom gleichen Tier stammten oder von verschiedenen. Es wurde also nicht nach Lage und Gestalt der Streifgebiete einzelner Echsen gefragt, sondern vielmehr nach dem Gesamtmuster der Nutzung der Untersuchungsgebiete.

Dies wurde vergleichend für ♂♂, ♀♀ und J getrennt analysiert, sowie hinsichtlich möglicher Verschiedenheiten in GO und GR bei den beiden dort sympatrischen Arten CAL und V betrachtet.

Die Analyse von Lage und Größe der Streifgebiete einzelner markierter Echsen in den Untersuchungsgebieten wird in einer eigenen Arbeit vorgenommen.

1. Corbet's Gap (C.calotes)

Das Aufenthaltsmuster während des gesamten Untersuchungszeitraums in Corbet's Gap zeigt keineswegs eine homogene Verteilung der Punkte innerhalb des Areals, an denen die Echsen angetroffen wurden (Abb.14). Manche Teile wurden garnicht genutzt, während andere ein relativ dichtes Punktemuster aufweisen.

Kennzeichnend ist weiterhin, daß eine hohe Präferenz für die Wegränder zu bestehen scheint. Diese ist offensichtlich bei den ♂♂ und ♀♀ stärker ausgeprägt als bei den Jungtieren. Schwerpunktmäßig wurden diese in den Teilen des Areals gefunden, wo vergleichsweise wenig Adulte vorkamen. Das könnte einerseits durch direkte Interferenz zwischen den Altersklassen bedingt sein und/oder aber dadurch, daß in diesen Teilen von GC die Vegetation relativ niedrig war; die großen erwachsenen Echsen sind dort für Räuber sicherlich leichter auszumachen.

Die bereits geschilderten Ergebnisse über die Nutzung von Vegetationshöhen und von Habitatstrukturen stimmen sehr gut mit den hier dargestellten Beziehungen für die Juvenilen überein.

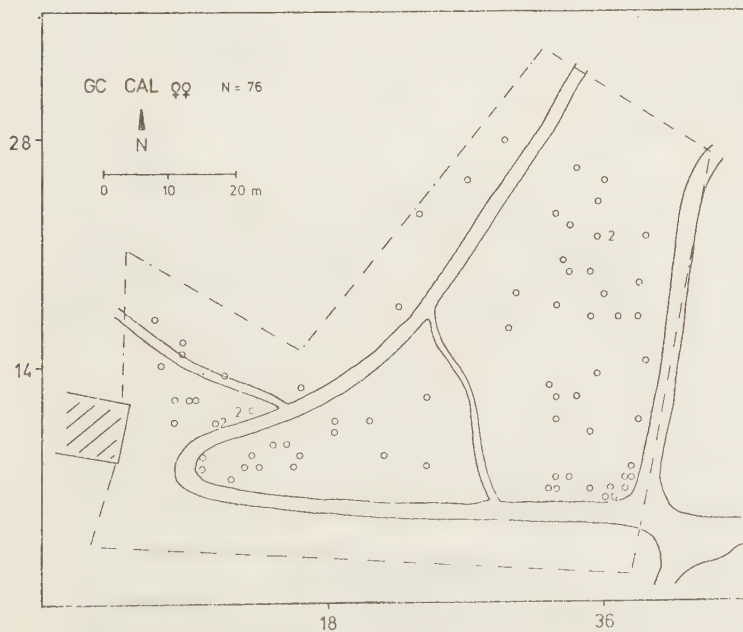
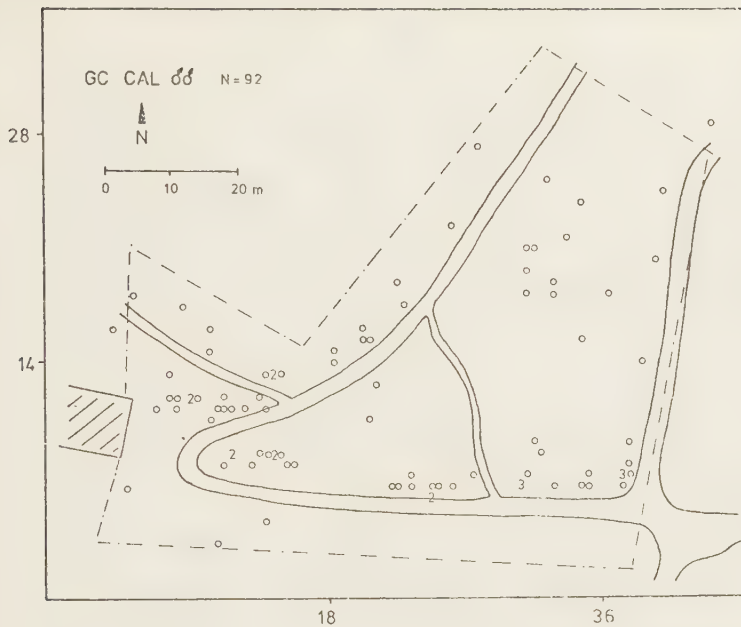


Abb. 14. Aufenthaltsmuster der Echsen in Corbet's Gap.
 o = Orte im Gebiet, an denen Echsen gesehen wurden. Zahlen:
 Anzahl von Beobachtungen an der gleichen Stelle. - - - = Ge-
 bietsgrenze. /// = Gebäude. Nur Gebietsumriß und einige De-
 tails eingezeichnet. Vgl. Abb.4. Abszisse und Ordinate:
 Willkürliches Koordinatensystem, in das jeweils das gesamte
 Gebiet gelegt wurde.

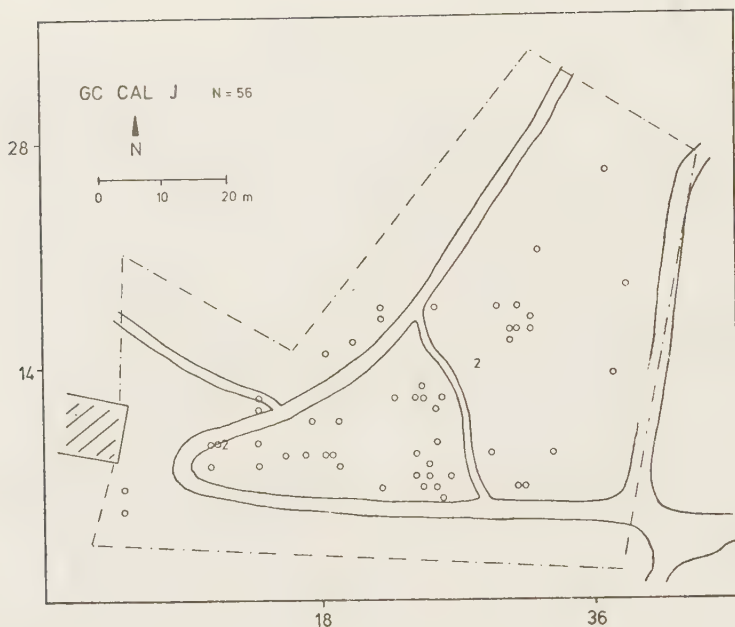


Abb. 14. (Forts.)

2. Othnapitiya (*C.calotes* und *C.versicolor*)

Der Vergleich des gesamten Datenbestandes von den Orten, an denen CAL und V in Othnapitiya angetroffen wurden, zeigt einmal die wesentlich dichter gelegenen Punkte für V, die mit der allgemein höheren Populationsdichte dieser Art in diesem Gebiet zusammenhängen und zum anderen daß, wie bereits bei GC beschrieben, keine homogene Nutzung des Areals gefunden wurde, sondern eindeutige Präferenzen für bestimmte Teile feststellbar waren.

Diese Präferenzen stimmen für beide Arten in GO in hohem Maß überein (Abb.15). Dies betrifft also die Bevorzugung bestimmter Elemente der Vegetationsstruktur (vgl. Abschn. 6.4.1., Abb.12), die vertikale Nutzung der Vegetation (s. Abschn. 6.4.2., Tab.17) und auch - wie eben geschildert - die Aufenthaltsorte. Folglich ist dort eine hohe Überlappung bezüglich aller untersuchten Komponenten der Raumnische gegeben.

Damit ist zumindest eine notwendige jedoch keineswegs hinreichende Bedingung für Konkurrenz erfüllt (vgl. PIANKA 1976).

Es wäre durchaus denkbar, daß ein direkter Zusammenhang zwischen dieser hohen räumlichen Überlappung der beiden Arten in Othnapitiya und den im Vergleich zu Ranawana großen Dichteunterschieden bei ihnen besteht.

Das Problem einer möglichen Konkurrenz zwischen CAL und V wird in der Diskussion noch ausführlicher behandelt.

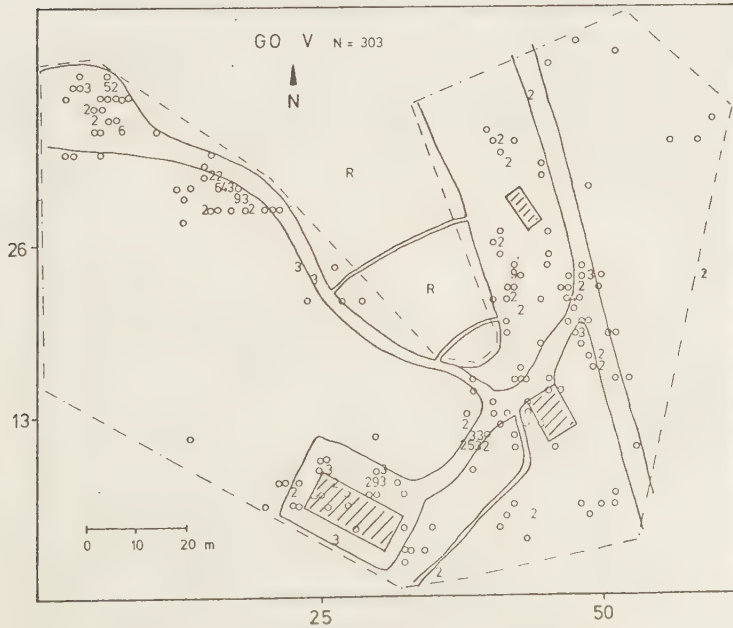
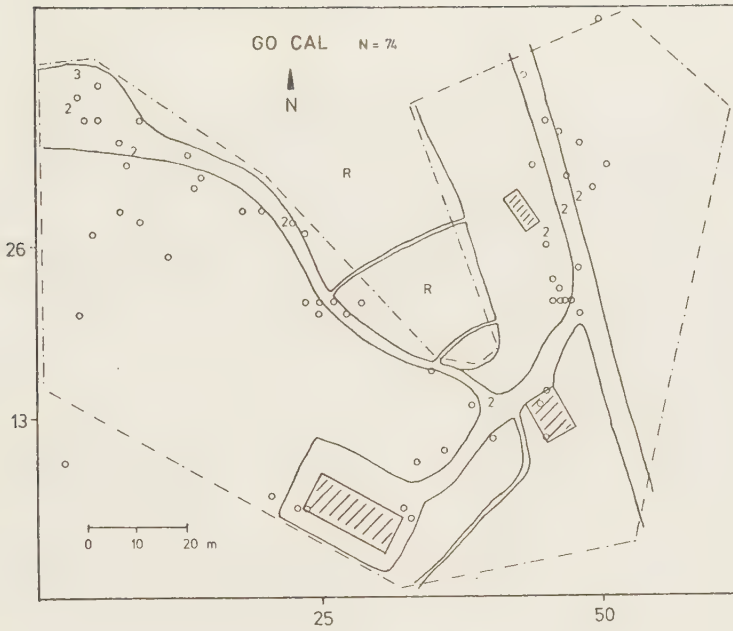


Abb. 15. Aufenthaltsmuster der Echsen in Othnapitiya. ♂♂, ♀♀ und Juvenile gemeinsam. Erläuterungen s. Legende von Abb.14. R = Reisfeld. Vgl. Abb.5.

3. Ranawana (C.calotes und C.versicolor)

Für Ranawana hatte sich für die beiden Arten bereits, trotz ziemlich gleicher Nutzung der Vegetationsstrukturen, ein größerer Unterschied in der Vertikalkomponente der Raumnische als im Gebiet Othnapitiya ergeben (s. Tab.17).

Die Analyse des Aufenthaltsmusters in GR weist auf eine deutliche Trennung zwischen den beiden Arten CAL und V hin: Im "zentralen" Teil wurde vorwiegend CAL angetroffen, in den in Abb.16 links und rechts davon gelegenen Bereichen hauptsächlich V. Vielleicht ist gerade diese offensichtlich mögliche unterschiedliche räumliche Einnischung auch mit dafür ausschlaggebend, daß CAL in GR eine wesentlich höhere Populationsdichte aufwies als in GO (vgl. Abschn. 6.1.3.).

Die einzelnen CAL-Punkte in Abb.16, die innerhalb der Aufenthaltsschwerpunkte von V fielen, waren hauptsächlich durch juvenile bedingt (s. %-Werte in Abb.16).

Die Jungtiere von CAL überlappen also stärker mit V als die Adulten, was vielleicht damit zusammenhängt, daß diese Alters- und damit Größenklasse in Habitattteilen vorkommen kann, in denen die Adulten einfach durch ihre größenbedingte Auffälligkeit (f. Räuber u./od. Konkurrenten) sich nicht über längere Zeit behaupten können.

Aus Abb.16 geht weiter hervor, daß beide Arten während des gesamten Untersuchungszeitraums praktisch nie in den straßenabgewandten Teilen, in denen hauptsächlich Obstbäume angepflanzt worden waren, angetroffen wurden (vgl. Abb.6). CAL und V scheinen also ganz spezifische Ansprüche an ihr Habitat zu stellen.

Während der Stichprobennahmen wurde kein Unterschied zwischen diesen, von den Echsen offensichtlich extrem gemiedenen Bereichen, und dem "Straßenteil" gemacht, beides wurde gleich gründlich nach Tieren abgesucht. Daß es sich hierbei nicht etwa um generell für Echsen unbewohnbare Habitate handelt, beweist das dortige Vorkommen anderer Arten, wie Mabuya carinata (Sauria: Scincidae) und Otocryptis wiegmanni (Sauria: Agamidae). Diese sind allerdings mehr oder weniger reine Bodenbewohner mit einer völlig anderen Freßstrategie ("Verfolger").

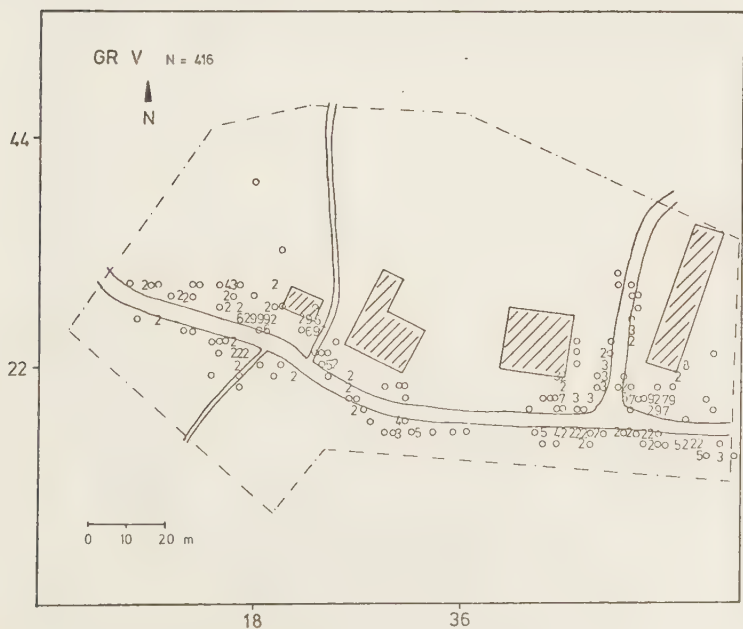
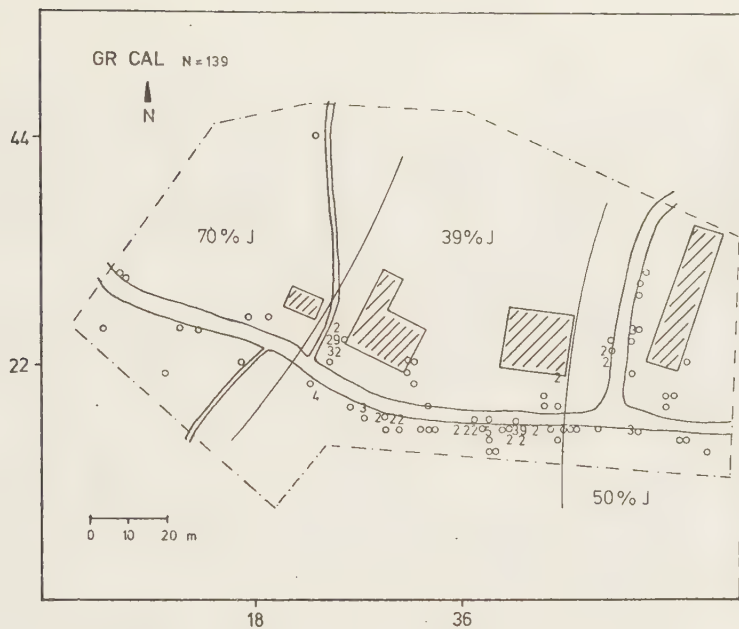


Abb. 16. Aufenthaltsmuster der Echs in Ranawana.
 ♂♂, ♀♀ und Juvenile gemeinsam. Erläuterungen s. Legende
 von Abb.14. Vgl. Abb.6. Für CAL Anteile der Juvenilen in
 bestimmten Gebietsteilen eingetragen (vgl. Text).

4. N'Eliya (*C.nigrilabris*)

Bei N'Eliya fällt eine im Vergleich zu den anderen Gebieten homogenere Verteilung der Punkte über das gesamte Gebiet auf (Abb.17). Dennoch gibt es auch hier Teile, die nicht oder nur selten genutzt werden. Eine Betrachtung der Karte für dieses Gebiet (Abb.3) zeigt, daß es sich dabei um die Arealteile handelt, die entweder vegetationsfrei oder nur mit einer niedrigen Schicht, bestehend aus vereinzelten Farnen und hauptsächlich Gras u./od. *Aristea*, bewachsen sind. Ein solches Meiden von vegetationsfreien oder nur mit Gras bedeckten Flächen in Relation zu solchen mit starkem Bodenbewuchs wurde von JENSEN (1973) auch für *Anolis*-Populationen festgestellt. Vielleicht hat dabei die bereits mehrfach erwähnte größere Auffälligkeit für Räuber beim Überqueren von derartigen, wenig Schutz bietenden Arealteilen, eine hohe selektierende Wirkung. Insgesamt nutzen die ♂♂ das Areal anscheinend in größeren Teilen als die ♀♀. Bei ♀♀ und Juvenilen fällt auf, daß relativ viele Tiere am E-Rand des Gebietes angetroffen wurden. Dies könnte einfach damit zusammenhängen, daß dort, wo am meisten ♀♀ vorkommen, auch die Wahrscheinlichkeit groß ist, daß sich in der Nähe zahlreiche Eiablage-Plätze finden und damit auch viele Juvenile schlüpfen und zumindest eine gewisse Zeit in diesem Bereich angetroffen werden. Durch das frühe Erwärmen der Vegetation könnten in diesem Gebietsteil auch im Mittel länger günstige Mikrohabitatbedingungen, etwa länger andauernde optimale Temperatur-Verhältnisse, vorherrschen, was möglicherweise während der Juvenilphase besonders wichtig ist.

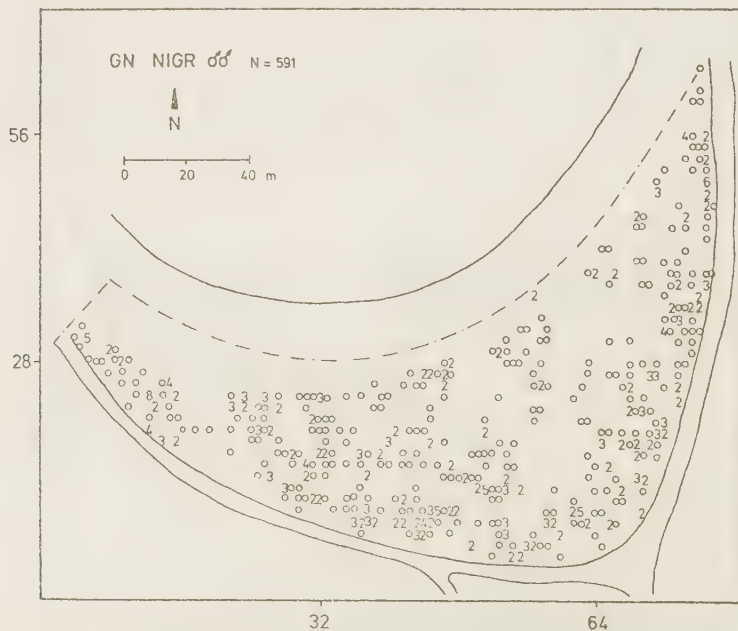


Abb. 17. Aufenthaltsmuster der Echsen in N'Eliya.
Erläuterungen s. Legende von Abb.14. Vgl. Abb.3.

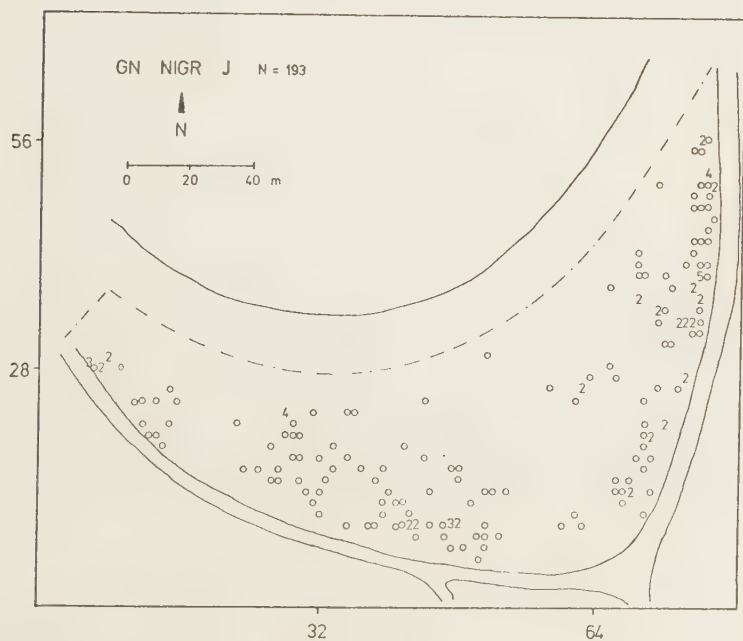
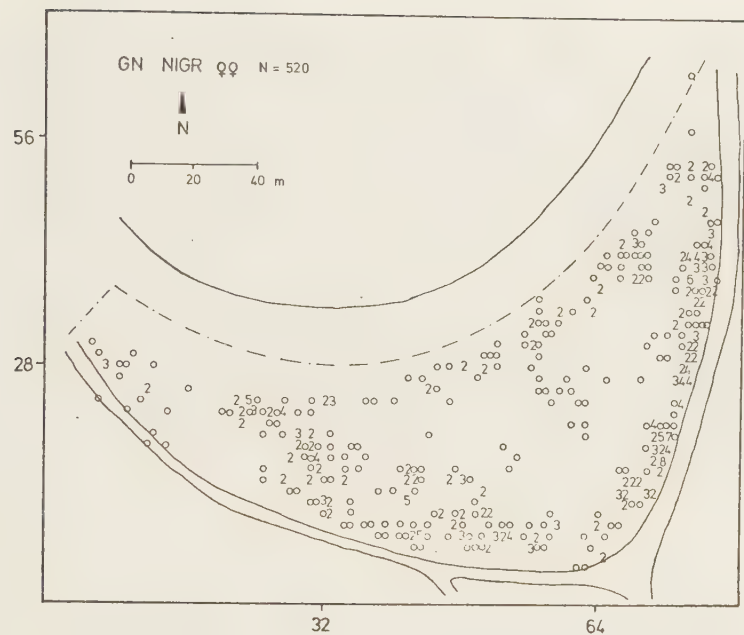


Abb. 17. (Forts.)

Zusammenfassend lassen sich für den Vergleich der Mikrohabitat-"Präferenzen", d.h. die Habitatstrukturen, an denen Echsen angetroffen wurden, sowie das vertikale und horizontale Aufenthaltsmuster, folgende Aussagen machen:

Die zunächst nur vermutete, arboreale Lebensweise der Endemiten *C. ceylonensis*, *C. liocephalus* und *C. liolepis* konnte bestätigt werden. Die vierte endemische Art, nämlich *C. nigrilabris*, scheint von den Vegetationshöhen her Biotope mit strauchartigem Charakter zu bevorzugen, was mit der Physiognomie der Primärvegetation, in der diese Art ursprünglich, d.h. vor dem Eingriff des Menschen, verbreitet gewesen war (Nebelwälder), in Zusammenhang gebracht wurde.

In dem Gebiet Corbet's Gap, in dem *C. calotes* allein vorkam, deutete sich eine räumliche Trennung zwischen Adulten und Juvenilen an. In Othnapitiya und Ranawana ergab sich ein unterschiedlich starkes Ausmaß zwischenartlicher räumlicher Trennung: In Othnapitiya, wo CAL wesentlich geringere Dichten als in Ranawana aufwies, war die räumliche Überlappung mit V deutlich höher als in GR. Dies erstreckte sich jedoch nicht auf die Präferenz für die untersuchten Mikrohabitatstrukturen, sondern auf die beiden räumlichen Aspekte (horizontal und vertikal).

6.5. Serum-Proteinanalysen

6.5.1. Allgemeine Gesichtspunkte

Die Ergebnisse elektrophoretischer Untersuchungen lieferten in den letzten Jahren erstmals Hinweise auf das Ausmaß genetischer Variabilität und die genetische Struktur von Populationen (vgl. AYALA 1978). Darüberhinaus wurden sie auch zur Klärung von spezifischen Fragen systematisch-phylogenetischer Art herangezogen (e.g. BRUCE & AYALA 1979). Auf interspezifischer Ebene hat sich die Analyse von Serumproteinen mit elektrophoretischen Methoden als sehr brauchbares Verfahren zur Ermittlung von Ähnlichkeitsbeziehungen erwiesen (FERGUSON 1980, MALDONADO & ORTIZ 1966).

Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Cello-gel-Elektrophoresen dienten jedoch nicht zur Aufstellung oder Beschreibung neuer Taxa, sondern sie sollten lediglich Hinweise über Ähnlichkeitsverhältnisse zwischen den sechs in Sri Lanka vorkommenden Arten der Gattung *Calotes* auf Genprodukt-Ebene liefern. Man geht dabei von der Tatsache aus, daß elektrophoretisch feststellbare Proteilmuster zwar innerartlich variieren können, daß sie aber dennoch insgesamt meist artspezifisch sind und einander umso mehr gleichen, je näher verwandt die betrachteten Arten sind (FERGUSON 1980).

Mit dieser Methodik lassen sich auch Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen morphologisch kaum unterscheidbaren Arten ermitteln (s. AYALA et al. 1974).

Da im allgemeinen, wie auch in der vorliegenden Arbeit, nicht bekannt ist, welcher Zusammenhang zwischen elektrophoretisch feststellbarem Phänotyp und dem entsprechenden Genotyp besteht (Locus-Zuordnung), dürfen gefundene Ähnlichkeiten zunächst lediglich als Ähnlichkeiten zwischen Elektromorphen angesehen werden (vgl. KING & OHTA 1975, RICHARDSON & SMOUSE 1976). Bei Vergleichen zwischen ihnen geht man davon aus, daß Unterschiede in ihrer Ausprägung zu einem hohen Grad Verschiedenheiten der zugrundeliegenden genetischen Informationen widerspiegeln.

In dieser Arbeit wurden zwei Typen von Elektromorphen analysiert, nämlich die albuminähnliche Fraktion im Sinne von DESSAUER & FOX (1964) als Einzelkomponente und das Gesamtmuster der Serumproteine.

Im ersteren Fall kann angenommen werden, daß es sich dabei um vergleichbare (homologisierbare) Untersuchungseinheiten handelt, während die Analyse der Gesamt-Densitogramme einem phänetischen Ansatz im Sinne von SOKAL & SNEATH (1973) entspricht.

Dieser soll der vereinfachten Darstellung auch genetisch gesteuerter Ähnlichkeiten bzw. Verschiedenheiten dienen (MCNEILL 1979).

Die angewandte Elektrophorese-Methodik und die sich damit ergebenden phänetischen Beziehungen zwischen den untersuchten Arten lassen darüberhinaus Schlüsse auf phylogenetische Prozesse zu (FERGUSON 1980).

Solche phylogenetischen Fragen sollen für die Gruppe der in Sri Lanka vorkommenden *Calotes*-Arten an Hand einer gemeinsamen Betrachtung der Ergebnisse aus den elektrophoretischen Untersuchungen und den Befunden aus den in dieser Arbeit untersuchten morphologischen Parametern sowie den Daten über die geographische Verbreitung der Arten angegangen werden.

6.5.2. Vergleich der albuminähnlichen Fraktionen

Auf Grund ihrer Lage (am weitesten anodisch) und dadurch, daß sie den jeweils höchsten Peak in allen Densitogrammen darstellt, kann die Lage der albuminähnlichen Fraktion einfach festgestellt und für eine vergleichende Analyse zwischen den Arten herangezogen werden (Tab.19). Bei dieser Methodik handelt es sich, im Gegensatz zur Untersuchung der Gesamtdensitogramme (Abschn. 6.5.3.), um die isolierte Betrachtung einer einzelnen Komponente der Serumproteine, die zudem einen direkten zwischenartlichen Vergleich zuläßt. Zur Orientierung sind in Abb.18 einige solcher Densitogramme dargestellt.

Tab. 19. Interspezifischer Vergleich der Laufstrecken der albuminähnlichen Fraktionen. ML = Mittlere Laufstrecke. Absolutwerte der Scanner-Aufzeichnungen angegeben (= Originallaufstrecke x 3). MLv = ML nach Normierung auf V. SD = Standardabweichung von MLv. N = Stichprobengrößen.

Art	ML (mm)	MLv	SD	N	95%-Konf.-Intervalle
NIGR	126.9	95.4	9.2	12	89.5 - 102.2
CAL	129.6	97.4	10.6	15	91.5 - 103.2
V	133.0	100.0	11.7	10	88.3 - 111.7
CEYL	133.1	100.1	3.1	5	96.3 - 103.9
LIOC	137.2	103.2	7.4	14	98.9 - 105.4
LIOL	148.8	111.9	9.0	7	103.6 - 120.2

Die Laufstrecken der albuminähnlichen Fraktionen zeigen innerhalb der Arten keine (individualspezifische) Variabilität. Dies ergibt sich aus den durchgeführten Parallelläufen mit artgleichen Seren auf dem gleichen Cellogel-Streifen (nicht abgebildet). Methodisch bedingt variierten diese Laufstrecken allerdings, wenn die Seren auf verschiedenen Streifen aufgetragen wurden (SD-Werte in Tab.19).

Wie aus Tab.19 ersichtlich, bestehen zwischenartlich teilweise relativ große Unterschiede (vgl. Tab.20).

Zusammenfassend lassen sich die Arten wie folgt bezüglich der elektrophoretisch feststellbaren Unterschiede der albuminähnlichen Fraktion charakterisieren:

NIGR:	sehr geringe Mobilität
CAL:	geringe "
V,CEYL,LIOC:	mittlere "
LIOL:	hohe "

Auf Grund der z.T. zu geringen Stichprobengrößen ließen sich nur einige der gefundenen Unterschiede statistisch absichern (Tab.2o). Dennoch handelt es sich, insgesamt betrachtet, um eindeutige Verschiedenheiten in den Mobilitäten der albuminähnlichen Fraktion. Lediglich innerhalb der Artengruppe V, CEYL und LIOC waren diese nur sehr schwach ausgeprägt.

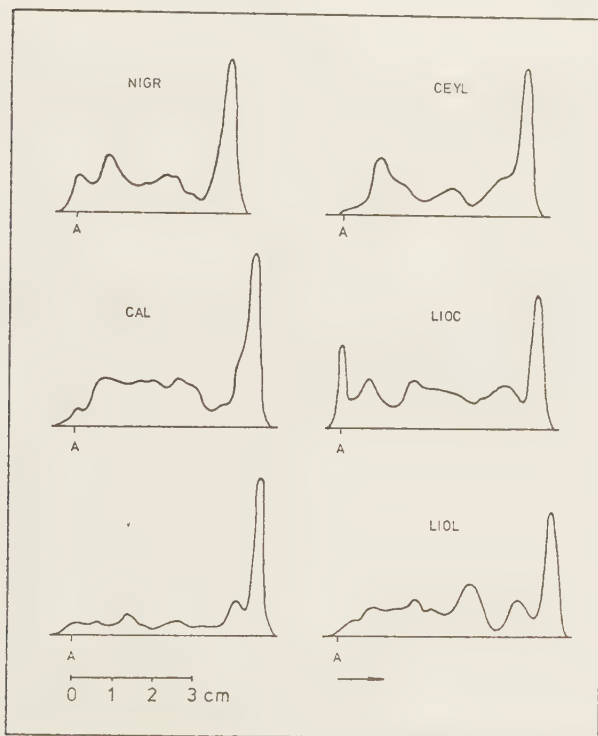


Abb. 18. Densitogramme von den Calotes-Arten Sri Lankas. Laufrichtung von links (Kathode) nach rechts (Anode). Höchste Peaks entsprechen den albuminähnlichen Fraktionen. Erläuterungen im Text. Artabkürzungen: NIGR = *C.nigrilabris*, CAL = *C.calotes*, V = *C.versicolor*, CEYL = *C.ceylonensis*, LIOC = *C.liocephalus*, LIOL = *C.liolepis*.

Tab. 20. Interspezifischer Vergleich der mittleren Beweglichkeiten der albuminähnlichen Fraktionen. T-Test, + = $p < 0.05$, ++ = $p < 0.01$, +++ = $p < 0.001$. Alle anderen Kombinationen zwischen den Arten ergaben keine signifikanten Unterschiede ($p > 0.05$).

	NIGR	CAL	V	CEYL	LIOC
LIOC	++	+			
LIOL	+++	+++	++	++	++

Um die Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den untersuchten Arten zu verdeutlichen, wurde an Hand der absoluten Mittelwerte für die Laufstrecken (Tab.19) eine UPGMA-Cluster-Analyse durchgeführt (UPGMA = "Unweighted pair group arithmetic average"-Methode, vgl. SNEATH & SOKAL 1973). Dieses Verfahren läßt sich relativ einfach anwenden und liefert ein Dendrogramm, das direkt mit den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen vergleichbar ist.

Bei der UPGMA-Methode wird von einer Ähnlichkeitsmatrix (od. "Unähnlichkeitsmatrix") ausgegangen. Im vorliegenden Fall diente als Ausgangspunkt für die Berechnungen eine Ähnlichkeitsmatrix, bestehend aus den Werten für die Unterschiede von jeweils zwei betrachteten Absolutwerten (aus Tab.19), bezogen auf die maximal mögliche Differenz (= Diff. NIGR/LIOL = 21.93, Ähnlichkeit zw. NIGR/LIOL = 0.00).

Das ähnlichste Artenpaar, hier V/CEYL, wird im ersten Schritt zu einem OTU ("operational taxonomic unit", s. SNEATH & SOKAL 1973) zusammengefaßt. Der entsprechende Ähnlichkeitswert (0.99) wird zur Bildung des ersten Clusters herangezogen (s. Abb.19). Anschließend wird eine neue Matrix gebildet, die aus den mittleren Ähnlichkeitswerten dieses zuerst zusammengefaßten Artenpaares (V/CEYL) zu allen restlichen Arten besteht. Diese Prozedur wird so lange fortgesetzt, bis nur noch ein einziges Vergleichspaar der Ausgangsmatrix übrig bleibt.

Hier war es das Cluster der 5 Arten V, CEYL, LIOC, NIGR und CAL, das im letzten Schritt mit LIOL verglichen wurde (Ähnlichkeitswert = 0.22, s. Abb.19).

Wie aus Abb.19 ersichtlich, nimmt LIOL eine Ausnahmestellung unter allen untersuchten Arten ein. CAL und NIGR bilden das Cluster mit den geringsten Beweglichkeiten der albuminähnlichen Fraktion, V, CEYL und LIOC das mit mittleren Mobilitäten, wobei sich allerdings LIOC von CEYL und V deutlich unterscheidet. Diese Art besitzt insgesamt die zweitschnellste (nach LIOL) Albumin-Komponente (vgl. Tab.19).

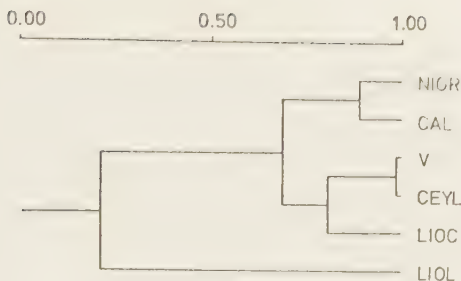


Abb. 19. Phanogramm, errechnet aus den Absolutwerten in Tab.19. Vergleich der albuminähnlichen Fraktionen. UPGMA-Clusteranalyse. Abszisse: Ähnlichkeitswerte für die einzelnen OTUs, Ordinate in willkürlichen Einheiten. Erläuterungen im Text.

6.5.3. Vergleich der Gesamtdensitogramme

Neben dem Vergleich der albuminähnlichen Fraktion wurden auch die gesamten Serumproteinmuster analysiert.

Die Methodik der Auswertung wurde bereits beschrieben (Abschn. 6.2.4.).

In Abb.20 sind die mittleren Werte für die Lagen der Einzelpeaks zusammengefaßt dargestellt. Aus den bereits oben geschilderten Gründen wurde nicht auf die Standardabweichungen und Höhen der einzelnen Gauss-Komponenten eingegangen.

Da es nicht möglich gewesen war, die Einzelpeaks eindeutig bestimmten Proteinen bzw. Proteingruppen zuzuordnen, mußte eine Methode für die Auswertung der Gesamtdensitogramme benutzt werden, die einen interspezifischen Vergleich zuließ.

Eine solche Methode besteht darin, Banden dann als nicht verschieden und damit vergleichbar zu betrachten, wenn die 95%-Konfidenz-Intervalle (s. Abb.20) überlappen.

An Hand dieses Kriteriums ließ sich für den Vergleich jedes Artenpaares die Anzahl von Banden gemeinsamer Mobilität ermitteln. In Anlehnung an FERGUSON (1980) und SARICH (1977) wurden für sämtliche Artenvergleichspaare Ähnlichkeitskoeffizienten (Sm-Werte) errechnet, jedoch wurde Sm dabei auf die mittlere Bandenzahl pro jeweiliges Artenpaar bezogen:

$$Sm = Bg / (0.5 (B1 + B2))$$

Bg = Anzahl von Banden gemeinsamer Mobilität

B1, B2 = Gesamtzahl von Banden von Art 1 bzw. Art 2

Der Wertebereich von Sm liegt zwischen 0 (keinerlei Ähnlichkeit) und 1 (Identität zwischen Art 1 und 2).

Aus allen Sm-Werten läßt sich eine Ähnlichkeitsmatrix aufstellen (Tab.21). Beginnend mit dem ähnlichsten Artenpaar (NIGR/V) kann nach dem oben angegebenen Verfahren ein Dendrogramm aufgestellt werden, das die Gesamtähnlichkeiten der Densitogramme der untersuchten Gruppe von 6 Arten wiedergibt (Abb.21).

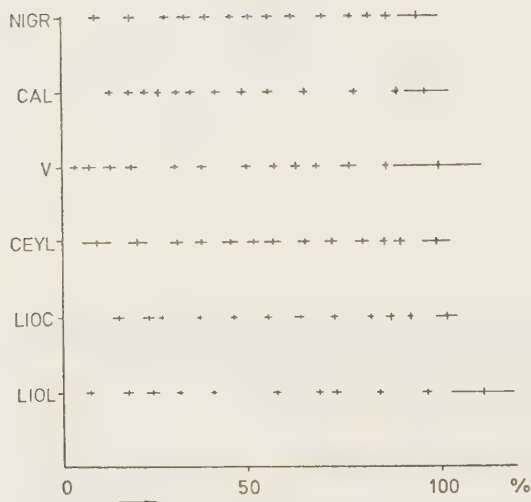


Abb. 20. Mittlere Peaklagen in den Densitogrammen. 95%-Konfidenz-Intervalle eingezeichnet. Alle dargestellten Werte auf V normiert. Große Konf.-Intervalle der albuminähnli. Fraktion dadurch bedingt, daß deren Peaklagen erst beim interspezifischen Vergleich gemittelt und standardisiert werden konnten. Laufrichtung (s. Pfeil) von links (Kathode) nach rechts (Anode).

Tab. 21. Sm-Werte-Matrix für alle Artenpaare.

	NIGR	CAL	V	CEYL	LIOC	LIOL
NIGR	----					
CAL	0.52	----				
V	0.81	0.54	----			
CEYL	0.74	0.69	0.62	----		
LIOC	0.54	0.48	0.48	0.72	----	
LIOL	0.48	0.42	0.67	0.58	0.35	----

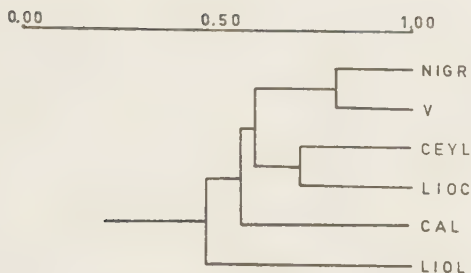


Abb. 21. Phänogramm, errechnet aus den Werten in Tab.21.
UPGMA-Clusteranalyse.

Durch Abb.21 wird die schon in Abb.19 und auch beim Vergleich der Nutzung der Vegetationshöhen (Abb.13) hervorgetretene Sonderstellung von LIOL innerhalb der Calotes-Arten Sri Lankas bestätigt. Wie auch beim Vergleich der albuminähnlichen Fraktionen hat die Analyse der Gesamtdensitogramme keinen Hinweis dafür erbracht, daß Endemiten und Nicht-Endemiten als getrennte Gruppen anzusehen wären.

Die gefundenen Unterschiede in den Beweglichkeiten der albuminähnlichen Fraktionen werden in der Diskussion, bei der Frage nach möglichen phylogenetischen Beziehungen zwischen den Calotes-Arten Sri Lankas, erneut aufgegriffen.

Außer der Sonderstellung von LIOL besteht keinerlei Ähnlichkeit zwischen beiden Elektrophorese-Phänogrammen (Abb.19 u. 21). Auffallend ist hingegen die Ähnlichkeit zwischen den Phänogrammen aus der Analyse der Nutzung der Höhenbereiche über dem Boden (HAG, s. Abb.13) und den Gesamtproteinmustern. Der einzige Unterschied zwischen ihnen ist, daß NIGR und V in Abb.21 CEYL und LIOC ähnlicher als CAL sind, während in Abb.13 CAL CEYL und LIOC am nächsten steht.

Ursache für diesen Zusammenhang zwischen Gesamtproteinmustern und dem Aufenthalt der Echsen in bestimmten Vegetationshöhen ist möglicherweise, daß erstere physiologische Anpassungen an die jeweiligen Mikrohabitate widerspiegeln. Diese müßten eine starke (nicht genauer bekannte) genetische Komponente besitzen, da mit der hier verwendeten Methodik nur qualitative (Peaklage), nicht jedoch quantitative (Peakhöhe) Unterschiede im Gesamtproteinmuster analysiert worden sind. Letztere unterliegen nämlich starken Schwankungen je nach Alter, Geschlecht, Ernährungszustand etc. der Tiere (HEMMER, pers. Mitt.).

Leider liegen meines Wissens keine vergleichbaren Ergebnisse vor, die Hinweise auf Interpretationsmöglichkeiten des hier geschilderten Zusammenhangs liefern hätten können.

Zusammenfassend kann festgestellt werden:

Die durchgeführten Elektrophoresen (Cello-gel-Methode, Analyse der Serumproteine) ergaben mit beiden verwendeten Ansätzen, nämlich der Untersuchung der albuminähnlichen Fraktionen und der Gesamtdensitogramme, sehr unterschiedliche Ähnlichkeitsgruppierungen zwischen den Calotes-Arten Sri Lankas. Eine eindeutige Ausnahmestellung ergab sich allerdings mit beiden Methoden für *C. liolepis*. In keinem Fall erwiesen sich die endemischen Arten als einheitliche Gruppe. Die Ähnlichkeitsbeziehungen aus den Vergleichen der Gesamtdensitogramme stimmten mit denen überein, wie sie sich aus der Nutzung der Höhen über dem Boden errechneten, in denen die einzelnen Arten angetroffen wurden. Dies muß als starke Evidenz für eine Beziehung zwischen der Ausprägung der Gesamtproteinmuster und dem Vorkommen der Arten in bestimmten Vegetationshöhen gesehen werden. Möglicherweise liegt diesem Zusammenhang die Tatsache zugrunde, daß die Gesamtproteinmuster unterschiedliche physiologische Anforderungen an die Echsen in den jeweiligen Mikrohabitaten widerspiegeln.

Die verschiedenen Beweglichkeiten der albuminähnlichen Fraktionen zwischen den einzelnen Calotes-Arten Sri Lankas weisen auf eine bereits mehrere Millionen Jahre zurückliegende Trennung der entsprechenden Genpools hin. Dieser Ansatz wird noch zusammen mit den morphologischen Analysen für die Betrachtung möglicher phylogenetischer Beziehungen innerhalb dieser Artengruppe herangezogen.

6.6. Geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka

Die einzigen detaillierteren Angaben über die geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka finden sich bei DERANIYAGALA (1953). Er unternahm jedoch nicht den Versuch, über die Aufzählung einiger Fundorte hinausgehend festzustellen, wo die Verbreitungsgrenzen der einzelnen Arten liegen.

An Hand der vorliegenden Daten soll im folgenden versucht werden, die Muster geographischer Verbreitung, wie sie sich bei diesen 6 kongenerischen Arten gezeigt haben, zu beschreiben.

Das hierfür verwendete Datenmaterial wurde schon in Abschn. 5.1.6. zusammengestellt.

Die Problematik trotz dieser Fülle von Daten ein möglichst exaktes Verbreitungsmuster zu ermitteln, wird noch ausführlich diskutiert (vgl. Abschn. 7.5.).

Im einzelnen ergaben sich unter Berücksichtigung aller vorliegenden Daten folgende Verbreitungsmuster für die Calotes-Arten Sri Lankas (Abb.22):

C.versicolor (V) kommt praktisch überall auf der Insel vor, nicht jedoch in allen Biotopen. Als starker Kulturfolger ("garden lizard") ist diese Art nicht in geschlossenen Waldbeständen anzutreffen, sondern vorwiegend in der Nähe menschlicher Siedlungen und in den dort vorherrschenden, stark anthropogen beeinflussten Habitaten (ERDELEN 1978). Dadurch, daß sie praktisch auf allen im NW Sri Lankas vorgelagerten Inseln anzutreffen ist, bot sich auch die Möglichkeit, diese Inselpopulationen mit denen der Hauptinsel bzw. von Indien und den Malediven zu vergleichen (s. hierzu Abschn. 6.7.4.2.).

Die mehrfach durchgeführten Versuche, die Grenze der Höhenverbreitung dieser Art in Sri Lanka festzustellen, ergaben eine maximale Höhe von etwa 1400 mNN, oberhalb derer diese Art nicht mehr angetroffen wurde. Diese Angabe muß natürlich als vorläufig betrachtet werden, zum einen deswegen, weil eine detaillierte Feststellung der genauen Verbreitungsgrenze und deren Verlauf vom Zeitaufwand her nicht durchführbar gewesen wären, zum anderen, weil diese Grenze keineswegs stabil ist, sondern dauernden und sehr raschen Veränderungen unterliegt (s. Diskussion).

Die Verbreitung von C.calotes (CAL) ähnelt sehr derjenigen von V, nur war CAL in Küstennähe nicht so häufig anzutreffen und darüberhinaus sehr selten im äußersten N, NW und SE der Insel.

CAL wurde auf keiner der vorgelagerten Inseln gefunden, weder auf denen im N der Halbinsel Kalpitiya noch auf einer der Inseln, wo V vorkommt (im NW).

Lediglich auf der zwischen Sri Lanka und Indien gelegenen Insel Kachchativu wurde sie festgestellt (vgl. Abschn. 6.7.4.). Diese ist in Abb.22 nicht dargestellt.

Die Grenze der Höhenverbreitung bei etwa 1500 mNN wurde ähnlich wie bei V in den Knuckles-Bergen und in Teilen des Zentralen Berglandes erreicht.



C. versicolor



C. calotes



C. ceylonensis



C. nigrilabris



C. flocephalus



C. flolepis

Abb. 22. Geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka. Vorkommensgebiete gerastert. Weites Raster entspricht geringen Dichten. ? = Vorkommen im entsprechenden Gebiet fraglich. Erläuterungen zu den Karten s. Abb.1.

C.ceylonensis (CEYL) ist auf die halb-immergrünen Monsunwälder der Trok-kenzone beschränkt, also auf einen Biotop, der der Primärvegetation re-lativ nahe steht (vgl. u.). Dies stimmt auch mit der Feststellung von DERANIYAGALA (1959) überein, daß CEYL auf die trockeneren Teile der un-tersten Rumpffläche beschränkt ist (vgl. Abb.1).

C.nigrilabris (NIGR) ist die am höchsten vorkommende Art, die sogar bis in Höhen von etwa 2500 mNN noch gefunden wurde. Die untere Grenze der Hö-henverbreitung dieser Art liegt bei etwa 1300 mNN. Als potentielle Fund-gebiete kommen dementsprechend die Knuckles-Berge und die höheren Lagen des Zentralen Berglandes in Frage, jedoch wurde NIGR nie in den Knuckles angetroffen und auch Angaben darüber (e.g. in DERANIYAGALA 1953) konnten nicht bestätigt werden: Weder das entsprechende Museumsmaterial (nicht einmal im Museum von Colombo!) noch sonstige Evidenzen dafür wurden ge-funden.

Der Schwerpunkt der Verbreitung dürfte demzufolge bei den Nebelwäldern des Zentralen Berglandes und u.U. bei den am höchsten gelegenen Teilen der Bergwälder liegen.

C.liocephalus (LIOC) kommt in den Knuckles, oberhalb etwa 800 mNN, bis sehr wahrscheinlich in die höchsten Gipfelregionen dieses Massivs, also bis max. 1900 mNN, vor, fraglich bleibt jedoch die Lage der Verbreitungs-grenze im Zentralen Bergland. Als Hypothese sei hier angeführt, daß sich das Verbreitungsgebiet dieser Art sehr wahrscheinlich mit dem Vorkommen von Bergwäldern decken dürfte, wobei LIOC möglicherweise genau "zwischen" NIGR in den höchsten Regionen und LIOL (vgl. unten) im submontanen Bereich bzw. im Flachland vorkommt.

C.liolepis (LIOL) wurde in submontanen Wäldern bzw. an deren Rändern fest-gestellt, unterhalb von etwa 800 mNN. Inwieweit diese Art noch nördlich des hier dargestellten Vorkommensgebietes zu finden ist, läßt sich der-zeit nicht mit Sicherheit sagen.

Sehr wahrscheinlich ist LIOL die Art, die ehemals den ganzen SW der In-sel, der mit tropischen Flachland-Regenwäldern bedeckt war, bewohnt hat-te. Leider sind davon nur noch sehr kleine Restbestände übriggeblieben, so daß es überhaupt fraglich erscheint, ob das ehemalige Vorkommensgebiet für LIOL noch rekonstruierbar ist.

Bei den endemischen Arten ergaben sich somit relativ klare Verbreitungs-muster für CEYL und NIGR, während LIOC und insbesondere LIOL nur relativ selten angetroffen wurden und die Feststellung ihres Vorkommens dement-sprechend schwierig war. Besonders nachteilhaft machte sich in diesem Zu-sammenhang der Umstand bemerkbar, daß trotz zahlreicher Exkursionen in Biotope, wo eine dieser "selteneren" Calotes-Arten vermutet wurde und mit Sicherheit, nach Beobachtungen ceylonesischer Zoologen zu schließen, auch vorkommen sollte, oft kein einziges Tier gesehen wurde. Dies war wahrschein-lich durch die sehr dichte Vegetation, die gute Tarnung und/oder dadurch bedingt, daß sich diese Arten die meiste Zeit im Kronenbereich der Baum-schicht aufhielten.

Wie schwer die baumbewohnenden Endemiten CEYL, LIOC und LIOL aufzufinden sind, spiegelt sich auch in der Tatsache wider, daß für sie nach DERANIYA-GALA (1953) weder singhalesische noch tamilische Namen existieren.

Manche Autoren halten die jetzigen Wälder, in denen CEYL vorkommt, für einen Typ von Primärvegetation, andere hingegen für eine sekundäre Pflanzengemeinschaft.

Die hier gezeigte Verbreitungskarte stellt jedoch nicht eine exakte Umgrenzung des Verbreitungsgebietes dar, da große Teile dieser Wälder bereits gerodet worden sind und diese Art in den davon betroffenen Gebieten nicht mehr vorkommt. Die entsprechende Karte in Abb.22 bezieht sich also auf das Vorkommen "natürlicher" Vegetation in Sri Lanka, wie etwa von FERNANDO (1968) allgemein oder von DITTUS (1977) speziell für den Vegetationstyp dieser Monsunwälder dargestellt wurde.

Erstaunlicherweise waren zwischen V und CEYL stets scharfe Verbreitungsgrenzen an den Waldrändern festzustellen: Während V nie innerhalb dieser Wälder vorkam, wurde CEYL nie außerhalb angetroffen.

CEYL ist die endemische Art mit dem größten Verbreitungsareal in Sri Lanka, was wohl mit der relativen Homogenität der Trockenzone sowohl in klimatischer Hinsicht als auch in Bezug auf die Vegetation zusammenhängen dürfte.

Die starke Strukturiertheit der Insel zeigt sich erst bei Betrachtung des SW Sri Lankas und des Berglandes. Hier finden sich auf engstem Raum sehr unterschiedliche Vegetationstypen (vgl. Abschn. 3.). Sicherlich damit gekoppelt ist die Tatsache zu werten, daß alle anderen drei endemischen Calotes-Arten Sri Lankas dort zu finden sind.

Zusammenfassend läßt sich die geographische Verbreitung der Calotes-Arten Sri Lankas folgendermaßen beschreiben:

1. Die Nicht-Endemiten kommen vorwiegend in stark anthropogen beeinflussten Vegetationstypen vor, wobei CAL noch eher in den Randbereichen von Wäldern bzw. in ihnen anzutreffen ist als V. V kommt offensichtlich in der Trockenzone, CAL hingegen im Bergland jeweils häufiger vor (DERANITYAGALA 1953).

In den trockensten Teilen im N, NW und SE Sri Lankas sowie auf den vorgelagerten Inseln ist überall V, nie oder nur sehr selten CAL festgestellt worden.

2. Die Endemiten sind möglicherweise, u.U. nur schwerpunktmäßig, mehr oder weniger stark vertikal getrennt (in ihrem Vorkommen), wobei es nicht (mehr?) möglich ist, eine genaue Grenze anzugeben. Sicher ist jedoch, daß LIOC und NIGR nicht im Flachland vorkommen. Sie sterben dort übrigens nach kurzer Zeit, wenn sie unter den klimatischen Bedingungen des Flachlandes gehalten werden (KARUNARATNE, National Museum Colombo, pers. Mitt.).

CEYL kommt in den geringsten Höhen vor, gefolgt von LIOL, die bis in submontane Regionen angetroffen wurde (bis max. 800 mNN). In noch größeren Höhen ist LIOC verbreitet. NIGR schließlich ist auf die am höchsten gelegenen Teile des Zentralen Berglandes beschränkt.

Inwieweit bei diesen Arten Sympatrie vorliegt, bleibt vorerst noch offen, jedoch wurde während des gesamten Untersuchungszeitraums nie in einem Gebiet mehr als eine endemische Art festgestellt.

6.7. Geographische Variation von Körperabmessungen und Beschilderungsmerkmalen bei C.versicolor (V) und C.calotes (CAL) in Sri Lanka

Die geographische Variation in Sri Lanka konnte auf Grund des Vorkommens (s. Abb.22) und der Möglichkeit, genügend große Stichproben zu bekommen, nur mit den weit verbreiteten, nicht-endemischen Arten CAL und V durchgeführt werden.

Untersucht wurde auf Trends bzw. Regelmäßigkeiten hinsichtlich der Körpergrößen adulter Tiere sowie der Pholidose-Parameter, in Abhängigkeit von Klimazone, Höhe des Fundortes u./od. Nord-Süd- bzw. Ost-West-Richtung.

6.7.1. Trends in der Körpergröße (SVL)

Bereits zu Beginn der Arbeiten in Sri Lanka ergaben sich zahlreiche Hinweise dafür, daß CAL und V, v.a. beim Vergleich von Trockenzone (DZ) und Feuchtzone (WZ), unterschiedlich groß, gemessen als Kopf-Rumpf-Länge (SVL, vgl. Tab.4), sein könnten. Diese Vermutung bestätigte sich während der Stichprobennahmen für die geographische Variation (s. Tab.22 u. 23).

Tab. 22. Mittlere Körpergrößen ($\bar{x}_{SVL}$, in mm) von C.versicolor, nach Klimazonen u. Geschlecht getrennt. DZ = Dry Zone, IS = Islands, IZ = Intermediate Zone, KN = Knuckles, CH = Central Hills, WZ = Wet Zone. D $\bar{x}$ = Differenz d. Mittelwerte von ♂♂ und ♀♀.

Zone	Geschl.	$\bar{x}_{SVL}$	SD	N	MIN	MAX	D $\bar{x}$
DZ	♂	100.8	15.5	139	68.3	136.8	16.5
	♀	84.3	6.3	30	75.8	100.8	
IS	♂	101.8	16.4	38	72.7	137.6	7.9
	♀	94.0	12.2	4	83.0	110.8	
IZ	♂	93.9	12.4	26	67.6	116.7	18.1
	♀	75.8	2.7	7	72.9	80.1	
WZ	♂	94.8	11.2	122	68.1	120.1	19.1
	♀	75.8	7.7	65	58.3	93.6	
KN	♂	86.8	9.6	4	80.7	101.2	17.0
	♀	69.9	3.6	2	67.3	72.4	
CH	♂	89.0	10.3	110	57.6	109.7	13.9
	♀	75.1	8.7	62	46.1	91.4	

Ausgangspunkt für die Betrachtung der Unterschiede in den Körpergrößen bei CAL und V war der eindeutige Trend zu geringeren SVL-Werten mit zunehmender Höhe des entsprechenden Fundortes (r-Werte für beide Arten und jeweils ♂♂ und ♀♀ gesondert zw. -0.30 u. -0.40, alle $p < 0.01$). Da auf Grund des Fehlens entsprechender Niederschlagsdaten keine getrennte Untersuchung des Einflusses beider Faktoren (Höhe und Niederschläge) möglich gewesen ist, werden im folgenden nur die Mittelwerte aus den einzelnen Klima- bzw. Höhenzonen verglichen.

Bei V unterscheiden sich die durchschnittlichen Körpergrößen sowohl bei den ♂♂ als auch bei den ♀♀ signifikant, wenn man die Stichproben der Populationen der Trockenzone und von den vorgelagerten Inseln mit denen der Übergangszone, der Feuchtzone und dem Zentralen Bergland vergleicht (t-Test, $p < 0.05$, vgl. Tab.22). Die Tiere sind kleiner in den feuchteren und höher gelegenen Gebieten Sri Lankas als in den trockeneren bzw. im Flachland. Damit stimmt auch überein, daß die größten Exemplare dieser Art im Flachteil der Insel (in der Trockenzone) und auf den vorgelagerten Inseln gefunden worden sind (s. MAX-Werte in Tab.22). Selbst bei etwa gleicher Fundorthöhe, wie im Fall von Trocken- und Feuchtzone, liegen signifikante Unterschiede in den Körpergrößen vor.

Es sei bereits hier darauf hingewiesen, daß nicht bekannt ist, zu welchem Anteil diese Unterschiede in den Körpergrößen auf genetischen Verschiedenheiten beruhen.

Der Vergleich der Mittelwerte der SVL-Messungen ergab, außer für die Kombinationen DZ/IS, KN/IZ, KN/WZ, für alle anderen Möglichkeiten zwischen den in Tab.22 aufgeführten Werten signifikante Unterschiede bei den Männchen (t-Test, $p < 0.05$).

Bei den Weibchen ist das Bild sehr ähnlich, jedoch sind die Tiere von den Inseln signifikant größer als von der Trockenzone, und die bei den ♂♂ signifikant verschiedenen Stichproben von WZ und CH sind bei ihnen nahezu gleich (s. Tab.22). Beide Befunde werden auch durch die entsprechenden MAX-Werte bestätigt.

Das Ausmaß des Größenunterschiedes zwischen den Geschlechtern bei V (Dx in Tab.22) ist in der Feuchtzone am größten, in der Trockenzone intermediär und im Zentralen Bergland am geringsten. Diese Werte lassen sich statistisch nicht analysieren, auch sind die Stichprobengrößen bei den ♀♀ von IS, IZ und KN zu klein, um für Vergleichszwecke herangezogen werden zu können. Der geringe Größenunterschied zwischen den Geschlechtern im Bergland dürfte jedoch eindeutig sein.

Tab. 23. Mittlere Körpergrößen von *C.calotes*, nach Klimazonen und Geschlecht getrennt. Abkürzungen s. Tab.22.

Zone	Geschl.	$\bar{x}_{SVL}$	SD	N	MIN	MAX	D $\bar{x}$
DZ	♂	96.9	11.4	10	82.8	115.5	3.2
	♀	93.7	11.0	10	81.1	119.9	
IS	♂	124.1	5.5	5	119.1	131.5	(10.2)
	♀	113.9	--	1	--	--	
IZ	♂	94.9	3.7	2	92.3	97.5	--
	♀	--	--	0	--	--	
WZ	♂	106.5	12.4	34	82.1	131.6	12.5
	♀	94.0	11.0	31	63.9	112.5	
KN	♂	96.6	7.4	76	74.1	113.8	11.3
	♀	85.3	7.4	64	67.7	100.9	
CH	♂	100.1	13.1	47	70.8	128.3	12.3
	♀	87.8	9.5	29	65.6	102.9	

Bei CAL sind die Tiere der Trockenzone signifikant kleiner als die der Feuchtzone, es besteht also ein genau umgekehrter Zusammenhang zwischen Körpergröße und Feuchtigkeit wie bei V (vgl. Tab. 23). Die sich bereits hier andeutende Sonderstellung der Insepopulation von Kachchativu wird bei den multivariaten Vergleichen noch genauer betrachtet (vgl. Abschn. 6.7.4.).

Beide Mittelwerte der SVL-Messungen für die ♂ von CH und WZ sind signifikant voneinander verschieden (t-Test, $p = 0.015$). Dies spiegelt den bereits eingangs erwähnten Zusammenhang, daß auch bei CAL die Tiere mit zunehmender Höhe kleiner werden, wider. Dem entspricht auch der relativ niedrige Wert aus den Knuckles-Bergen (KN) in Tab.23. Dieser ist nahezu identisch mit dem entsprechenden Wert der Trockenzone für die ♂. Die ♀ sind jedoch dort signifikant größer als in den Knuckles (t-Test, $p = 0.002$). Bei ihnen läßt sich somit insgesamt lediglich ein signifikanter Unterschied beim Vergleich des Flachlandes (= DZ + WZ) und der Bergregionen (= CH + KN) feststellen: Größere Weibchen sind im Flachland zu finden.

Von der geringen Stichprobengröße für DZ abgesehen, ist der Größenunterschied zwischen ♂ und ♀ generell bei CAL geringer als bei V. Über Verschiedenheiten in der Variationsbreite dieses Dimorphismus zwischen den Geschlechtern können auf Grund der bei den ♀ zu geringen Stichprobengrößen keine Aussagen gemacht werden. Da bei den ♂ insgesamt größere Meßwertgruppen vorliegen, wurde für sie noch das Verhältnis der Körpergrößen in Abhängigkeit von den Klimazonen errechnet (Tab.24).

Tab. 24. Vergleich der Verhältnisse der mittleren Körpergrößen ($\bar{x}_{SVL}$) von CAL und V in Abhängigkeit von der Klimazone. Nur ♂♂. Stichprobengrößen s. Tab.22 u. 23.

Zone	$\bar{x}_{SVL}$ (CAL/V)	Zone	$\bar{x}_{SVL}$ (CAL/V)
DZ	0.96	KN	1.11
IS	1.22	CH	1.13
IZ	1.01	WZ	1.12

Während in der Trockenzone die CAL-♂♂ durchschnittlich kleiner sind als die von V, ist das Verhältnis in der Intermediate Zone etwa 1:1. Für den feuchten Teil Sri Lankas und für das Bergland ist dieses zugunsten von CAL verschoben.

Obwohl die Insepopulationen bei V größenmäßig denen der DZ gleichen und damit an der Spitze der SVL-Skala für diese Art liegen, sind die CAL-Tiere von Kachchativu (= IS) noch relativ größer.

6.7.2. Pholidose-Ausprägung in Abhängigkeit von der Fundorthöhe (mNN)

Nachdem die Körpergrößen der Arten CAL und V eindeutige Unterschiede zwischen den einzelnen Klimazonen und zwischen Bergland und Flachland aufwiesen, stellte sich die Frage, ob ähnliche Relationen oder überhaupt Beziehungen sich auch ergeben würden, wenn man die Wachstumsunabhängigen, also während der gesamten Lebensspanne in ihrer Anzahl konstanten (s.z.B. KERFOOT 1970) und in hohem Grad in ihrer Ausprägung genetisch bedingten (BELLAIRES 1971, FOX 1975) Pholidose-Merkmale dahingehend analysieren würde.

Daraus könnten sich u.a. Hinweise über mögliche funktionelle Bedeutungen der untersuchten Beschilierungsmerkmale ergeben.

Obgleich die r-Werte (Pearson'scher Korrel.-Koeff.) v.a. für V relativ niedrig waren, erwiesen sich für diese Art 4 und für CAL 5 der insgesamt 11 gemessenen Parameter als signifikant mit der Höhe des Fundortes korreliert (Tab.25).

Tab. 25. Korrelationen der Pholidose-Ausprägung mit der Fundorthöhe (mNN). Nur signifikante r-Werte angegeben. Ohne Museumsmaterial. Parameter-Definitionen s. Tab.5.

Art	Parameter	r	N	p <
V	SCALES	0.18	417	0.001
	FLEGTO	-0.10	417	0.05
	LAMEL	-0.17	416	0.001
	TAILSC	-0.12	417	0.01
CAL	SUBLA	-0.35	81	0.001
	MID	-0.36	81	0.001
	FLEGTO	-0.51	81	0.001
	LAMEL	-0.32	81	0.01
	TAILSC	-0.31	81	0.01

Abgesehen von SCALES, waren alle Parameter, die bei CAL und/oder V signifikante r-Werte ergaben, negativ mit der Fundorthöhe korreliert, die Schilderzahl verringerte sich also mit zunehmender Höhe. Dies bedeutet, daß die Beschilderung der Echsen sich beim Übergang vom Flachland zum Bergland nicht nur in einem der gemessenen Parameter ändert, sondern daß davon ein ganzer Komplex erfaßt ist. Diese Tatsache, daß nicht nur eine, sondern mehrere Variablen diese Beziehung aufweisen und diese noch dazu in gleicher Richtung verläuft (weniger Schilder), spricht dafür, daß es sehr unwahrscheinlich ist, daß es sich dabei um zufallsbedingte Phänomene handelt. Demgemäß dürfte eine funktionelle Bedeutung dieser Änderungen mit ziemlicher Sicherheit gegeben sein (vgl. Diskussion).

Bemerkenswert ist weiterhin, daß die Ergebnisse für beide Arten nahezu vollständig übereinstimmen, wobei allerdings für CAL, trotz der kleineren Stichprobengrößen, höhere Korrelationen gefunden wurden. Lediglich der ebenfalls positive r-Wert für SCALES ($r = 0.11$, $p = 0.16$) erwies sich bei CAL als nicht signifikant.

Die positiven r-Werte für SCALES entsprechen einer Drehung der Beschilderungsrichtung an der Körperseite von schräg nach oben, von cranial nach caudal gesehen, im Flachland, in Richtung Horizontale im Bergland.

Obwohl relativ viele der untersuchten 11 Beschilderungsmerkmale signifikante Trends aufweisen, ist, abgesehen von SUBLA bei CAL, kein einziger Parameter der Kopfbeschilderung darunter.

Bei den Pholidoseparametern, die keine signifikante Beziehung mit der Fundorthöhe ergaben, konnten die Korrelationen sowohl positiv als auch negativ sein. Teilweise variierte dies bei den gleichen Merkmalen zwischen den Arten.

Vorausgesetzt die in Tab.25 aufgeführten Korrelationen sind durch sich mit zunehmender Höhe ändernde Umweltfaktoren bedingt, so werden die dort aufgeführten Merkmale in ihrer Ausprägung stärker von diesen Parametern beeinflußt als die gemessenen Kopfbeschilderungsmerkmale bzw. sie besitzen eine von diesen verschiedene funktionelle Bedeutung.

Wie bereits im vorigen Abschnitt angedeutet, ist der genetische Anteil an dieser Variation nicht bekannt, jedoch kann bei Beschilderungsmerkmalen angenommen werden, wie bereits oben erwähnt, daß deren Ausprägung in den meisten Fällen stark erbbedingt ist (BELLAIRS 1971).

Der Trend in der Richtung der Beschilderung an der Körperseite (SCALES) von mehr vertikal nach horizontal zeigt sich auch beim Vergleich der endemischen Arten: Für CEYL, die im Flachland vorkommende Art (s. Abb.22), liegt der Mittelwert bei 91.62 (N=26), während die im Bergland vorkommenden Arten NIGR, LIOC und LIOL Werte haben, die weit über 90 liegen (NIGR: 113.8, N=72; LIOC: 127.9, N=33; LIOL: 130.3, N=18).

Beim Vergleich der letzten drei Arten entspricht jedoch nur der intermediäre Wert von LIOC dem Muster der Höhenverbreitung (vgl. Abb.22).

NIGR mit dem niedrigsten SCALES-Wert kommt am höchsten vor, LIOL mit dem höchsten SCALES-Wert am niedrigsten.

Vielleicht deutet dies darauf hin, daß die funktionelle Bedeutung eines Beschilderungsmerkmals keine Konstante ist, sondern daß sie von Art zu Art variieren kann.

6.7.3. Pholidose-Ausprägung und höhenunabhängige Fundortlage

Klinen, d.h. meßbare Merkmalsgradienten (HUXLEY 1938), scheinen bei den meisten, möglicherweise sogar allen kontinentalen Arten vorzukommen (MAYR 1967).

Dementsprechend beziehen sich die Arbeiten über klinale Variation in der Regel auf die Untersuchung großer geographischer Einheiten (Daten hierzu in ENDLER 1977 und MAYR 1967). Auf Grund der damit verbundenen, wahrscheinlicheren Gradienten von Umweltfaktoren, wie etwa des Klimas, sind in diesen Fällen derartige Merkmalsunterschiede eher zu erwarten, als etwa auf dem relativ kleinen Gebiet von Sri Lanka.

Denkbar wäre jedoch auch, daß es auf kleinem Raum zu entsprechenden (genetischen) Anpassungen kommen kann und auch auf dieser Insel demzufolge Klinen ausgebildet sein könnten. Zu erwarten wäre allerdings zunächst, daß ein möglicherweise starker Genfluß zwischen den Populationen eine derartige Differenzierung als nicht sehr wahrscheinlich erscheinen läßt. Dennoch können sich prinzipiell starke Unterschiede zwischen Populationen auch bei hohem Ausmaß an Genfluß evoluierten (ENDLER 1977).

Darüberhinaus ist auch kein steiler Gradient von Umweltfaktoren vorstellbar, wie dies bei der Betrachtung der Fundorthöhe im vorhergehenden Abschnitt, die im Prinzip auch einen Fall klinaler Variation darstellt, eher zu erwarten gewesen ist. So ändern sich allein schon die Klimabedingungen mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel.

Meist werden Merkmalsklinen bekanntlich in Zusammenhang mit parallel laufenden Gradienten von Umweltfaktoren gebracht (z.B. RUIBAL 1957).

Der Stichprobenumfang ließ eine Prüfung auf klinale Variation, wie oben definiert, nur bei V zu.

Im einzelnen wurden alle gemessenen Pholidose-Parameter (vgl. Tab.5) für die hier beschriebenen Analysen herangezogen.

Nachdem von vorneherein nicht abzusehen war, in welcher Richtung eventuell vorhandene Gradienten in der Ausprägung der Beschilierungsmerkmale verlaufen würden, wurden mehrere Möglichkeiten bei den Berechnungen getestet. Damit konnte auch vermieden werden, daß nur eine Teilkomponente der Variation erfaßt wurde und nicht das gesamte Muster.

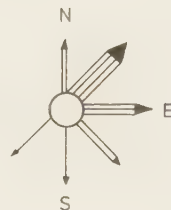
Ein erster Ansatz bestand darin, die Koordinatenwerte der Stichprobenorte zunächst in ihrer ursprünglich gegebenen Form für eine multiple Regressionsanalyse zu verwenden, d.h. es wurde auf Regelmäßigkeiten in der Ausprägung bezüglich dieser x- und y-Koordinatenwerte, analog den geographischen Koordinaten der Fundorte, hin untersucht. Dies entsprach einer Variation in Sri Lanka in W-E- (nur x-Werte) bzw. S-N-Richtung (y-Werte).

Als Alternative hierzu wurde eine Achsendrehung des Ausgangskoordinatensystems um 45° entgegen dem Uhrzeigersinn vorgenommen und mit der gleichen Methodik, also der multiplen Regressionsanalyse, erneut auf Signifikanz der entsprechenden partiellen Regressionskoeffizienten geprüft (vgl. NIE et al. 1975). Nach dieser Drehung entsprach das einer Richtung der Variation von SW nach NE bzw. von SE nach NW.

Die Ergebnisse aus diesen Analysen sind in Tab.26 zusammengefaßt.

Tab. 26. Klinale Variation bei *C.versicolor* in Sri Lanka. Regressionen nach W-E-, S-N-, SE-NW- und SW-NE-Richtung der Lage der Fundorte analysiert. Der Einfluß der höhenabhängigen Variation wurde ausgeschaltet (vgl. Abschn. 6.7.2.). Nur signifikante, partielle Regressionen berücksichtigt ($p < 0.05$, Signifikanzwerte in Klammern). +(-) = Steigung der Regressionsgeraden positiv (negativ). Parameter-Definitionen s. Tab.5. Pfeilschema zur Übersicht über alle signifikanten Variationsrichtungen in die Tabelle eingetragen.

Parameter	SE → NW	S → N	W → E	SW → NE
SPING1			+ (.006)	+ (.001)
SUBLA		- (.006)		- (.046)
MID		+ (.041)		+ (.019)
MIDV	- (.048)		+ (.008)	+ (.004)
FLEGTO		+ (.001)		+ (.001)
TAILSC	- (.036)		+ (.038)	



Wie aus Tab.26 ersichtlich, erweisen sich die meisten Pholidose-Parameter als signifikant zusammenhängend mit einer Variationsrichtung von Südwest nach Nordost. Bis auf SUBLA, dessen Variation offensichtlich stärker mit der N-S-Richtung korreliert ist, errechneten sich mit diesem Ansatz auch die höchsten Signifikanzwerte.

Die Tatsache, daß signifikante Trends nicht nur in einer Richtung gefunden worden sind, deutet darauf hin, daß es sich um ein sehr komplexes Variationsmuster handelt. Dementsprechend kann auch erwartet werden, daß ein Mosaik an Umweltfaktoren für dessen Zustandekommen verantwortlich ist bzw. war.

Es soll hier nicht weiter darüber spekuliert werden, welche Umweltgrößen dafür in Frage kommen könnten, sondern lediglich nahegelegt werden, daß auf Grund der am deutlichsten und einheitlichsten ausgebildeten Variation in SW-NE-Richtung der oder die relevanten Faktoren möglicherweise mit dem dominierenden Klimafaktor in Sri Lanka, dem SW-Monsun (DOMRÖS 1976), gekoppelt sind.

6.7.4. Multivariate Beziehungen bei *C.versicolor* und *C.calotes* in Abhängigkeit vom Isolationsgrad der Populationen

Das Ausmaß geographischer Isolation und die damit mitunter gekoppelte Stärke der Unterschiedlichkeit der Selektionsbedingungen in den zu betrachtenden Teilen des Verbreitungsgebietes einer Art stehen meist in direkter Beziehung zum Grad der Divergenz der entsprechenden Populationen hinsichtlich deren morphologischer, ethologischer oder ökologischer Eigenschaften.

Wie bereits beschrieben (s. Abschn. 5.1.7.), wurden für CAL und V in dieser Hinsicht sehr unterschiedliche Vergleichssysteme bearbeitet, nämlich Sri Lanka selbst und die vorgelagerten Inseln sowie Indien und für V noch die Malediven.

Von CAL war leider kein Material von den Nikobaren, wo diese Art abgesehen von Sri Lanka und S-Indien noch vorkommt, zur Verfügung gestanden.

Die geographische Variation für das gesamte Verbreitungsgebiet von V wurde bereits in einer früheren Arbeit untersucht (ERDELEN 1977). Daher wurde in der vorliegenden Arbeit bei dieser Art nur auf Beziehungen innerhalb Sri Lankas selbst geprüft und Vergleiche zu benachbarten Regionen durchgeführt. Für beide Ansätze wurde mit Diskriminanzanalysen (vgl. NIE et al. 1975) gearbeitet.

6.7.4.1. Vergleiche innerhalb Sri Lankas

Nachdem a priori kein System möglicher isolierter Deme im Sinne von GILMOUR & GREGOR (1939) auf Grund des Fehlens von Ausbreitungsbarrieren in Sri Lanka gegeben zu sein scheint, wurden die Klima- und Höhenzonen als grobes Maß für eine Einteilung herangezogen.

Die Ergebnisse für V zeigen, daß die Populationen relativ homogen sind. Es konnten keine mehr oder weniger gut voneinander isolierten Populations-Cluster gefunden werden (Abb.23).

Eine Trennung ließ sich auch dann nicht erzielen, wenn Pholidose bzw. Körperabmessungen jeweils allein zur Berechnung der Diskriminanzfunktionen herangezogen wurden.

Unter Umständen vorhandene, aber nur schwach ausgeprägte Unterschiede zwischen den einzelnen Klima- bzw. Höhenbereichen wurden überlagert durch die gefundene klinale Variation (vgl. Abschn. 6.7.3.) und durch die höhenabhängige Variationskomponente (s. Abschn. 6.7.2.). Bei den Tests auf W-E- bzw. S-N-Trends (vgl. Tab.26) werden jeweils mehrere Zonen "überstrichen", die dabei unterschiedlich in die Berechnungen eingehen, so daß es sehr unwahrscheinlich wird, daß, wenn solche Klimen vorliegen, die Populationen in den einzelnen Zonen + homogen hinsichtlich der gemessenen morphologischen Parameter sind und sich aber zwischen den Zonen stark unterscheiden.

Wie bereits oben erwähnt, wird das Auftreten gut isolierter Cluster in den Abb.23 und 24 auch dann noch unwahrscheinlicher, wenn - abgesehen von den vorgelagerten Inseln - de facto keine wirksamen geographischen Isolationsbarrieren auf Sri Lanka selbst bestehen.

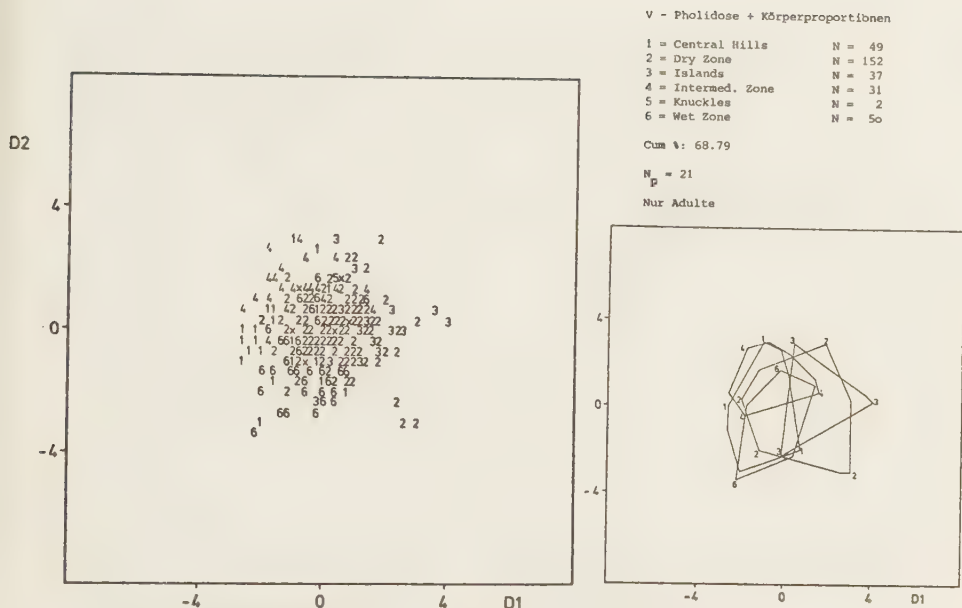


Abb. 23. Diskriminanzanalyse, *C.versicolor*, nach Klimazonen getrennt.
D1, D2 = 1. bzw. 2. Diskriminanzfunktion. Cum % = Durch die beiden dargestellten Funktionen erklärter Anteil der Varianz in den Ausgangsdaten.
 N_p = Anzahl in die Analyse einbezogener Parameter. x = Gruppenzentrum.
Rechte Abb.: Umgrenzungen der Einzelcluster, ohne 5 (=Knuckles, 2 zusammenfallende Punkte).

Für CAL ist eine wesentlich bessere Trennung bei den einzelnen Zonen als bei V festzustellen (Abb.24), v.a. die Populationen aus den Knuckles und der Feuchtzone und am stärksten die von Kachchativu bilden mehr oder weniger gut isolierte Cluster.
Bei Kachchativu handelt es sich um die einzige Insel, auf der CAL (allopatrisch) angetroffen wurde. Diese extrem isolierte Stellung, die sich auch ergibt, wenn man nur die Pholidose-Parameter untersucht, wird im folgenden Abschnitt noch mit den Stichproben von den Populationen S-Indiens verglichen, da es zunächst durchaus denkbar wäre, daß die Insel Kachchativu von dort aus besiedelt wurde und sich der gefundene deutliche Unterschied zu den ceylonesischen Populationen damit erklären ließe.

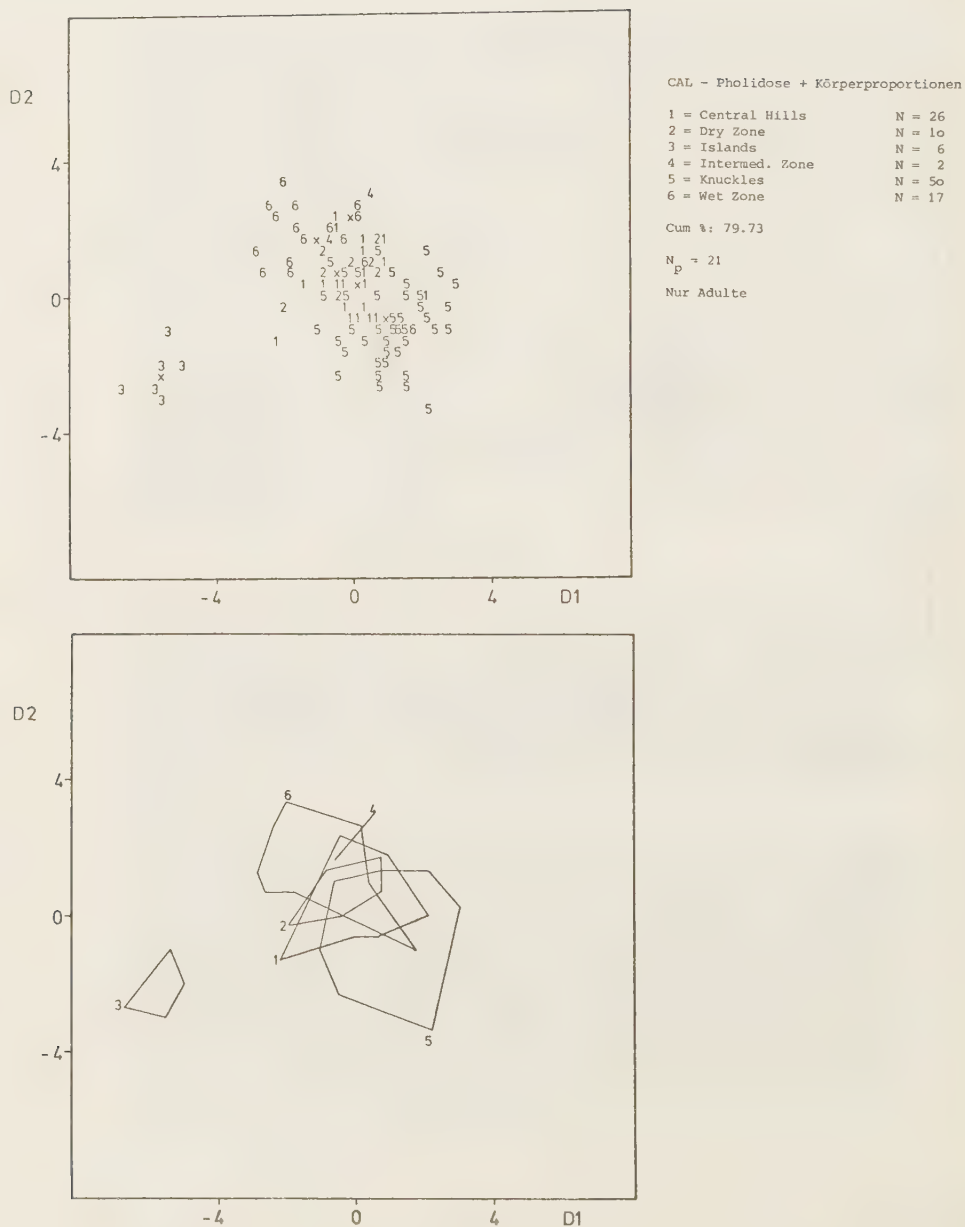


Abb. 24. Diskriminanzanalyse, *C. calotes*, nach Klimazonen getrennt.
3 = Insel Kachchativu, Erläuterungen siehe Legende von Abb.23.

6.7.4.2. Übergreifende Vergleiche

Der Vergleich der Stichproben von *C.calotes* von Indien, Sri Lanka und Kachchativu zeigt, daß die Inselform eine von beiden "Nachbarpopulationen" gleichermaßen deutlich abgegrenzte morphologische Einheit darstellt (Abb.25). Damit konnte kein Hinweis gewonnen werden, ob eine Besiedlung von Indien oder von Sri Lanka als wahrscheinlicher anzusehen ist.

Als mögliche Erklärungen für diese Eigenständigkeit bieten sich zunächst Drift und/oder scharfe Selektionsbedingungen auf der Insel an. Beide Alternativen werden in der Diskussion noch gegeneinander abgewägt werden.

Leider konnten von CAL aus Indien nur 7 Tiere vollständig vermessen werden. Es scheint jedoch so zu sein, als bestünden keine großen Unterschiede zwischen diesen Tieren und denen Sri Lankas.

Für V ergeben sich aus den durchgeführten Diskriminanzanalysen eindeutige Hinweise dafür, daß die Echsen der im NW Sri Lankas gelegenen Inseln, auf Grund ihrer Ähnlichkeit mit denen von Sri Lanka, sehr wahrscheinlich ceylonesischen Ursprungs sind (Lage der Zentroide in Abb.26).

Die Populationen der Malediven erweisen sich in dieser Hinsicht, in Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen an *C.versicolor* (ERDELEN 1977), als relativ eigenständig, was auf eine frühe Besiedlung der Inselgruppe durch diese Art mit anschließender divergenter Entwicklung hindeutet.

Ob diese Besiedlung von Indien oder von Sri Lanka aus erfolgt ist, läßt sich natürlich nicht mehr zweifelsfrei feststellen. War sie jedoch mit der Ankunft des Menschen auf den Malediven gekoppelt, so müßten deren Echsenpopulationen von denen Sri Lankas abstammen, da diese Inseln von dort aus besiedelt worden sind.

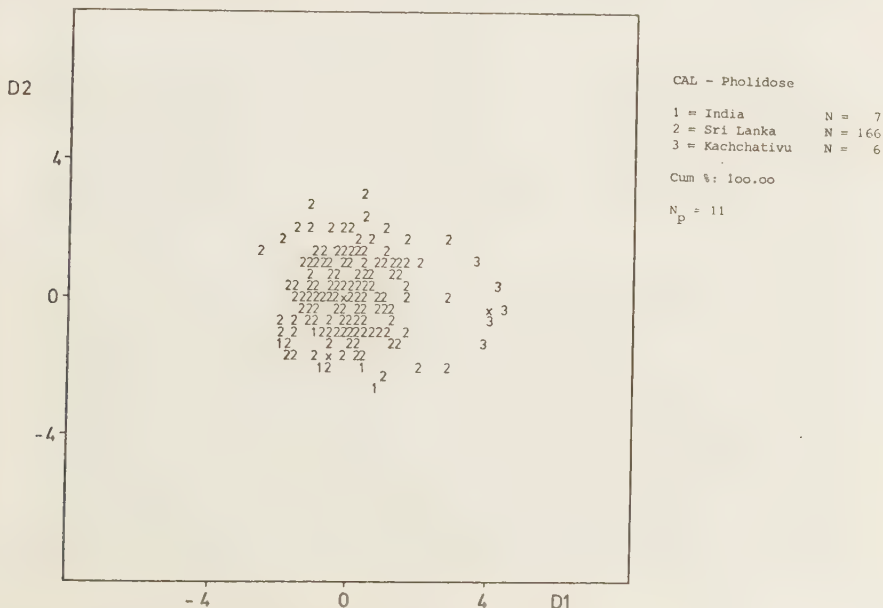


Abb. 25. Diskriminanzanalyse, *C.calotes*. Vergleich der Population der Insel Kachchativu mit Indien und Sri Lanka. Erläuterungen im Text.

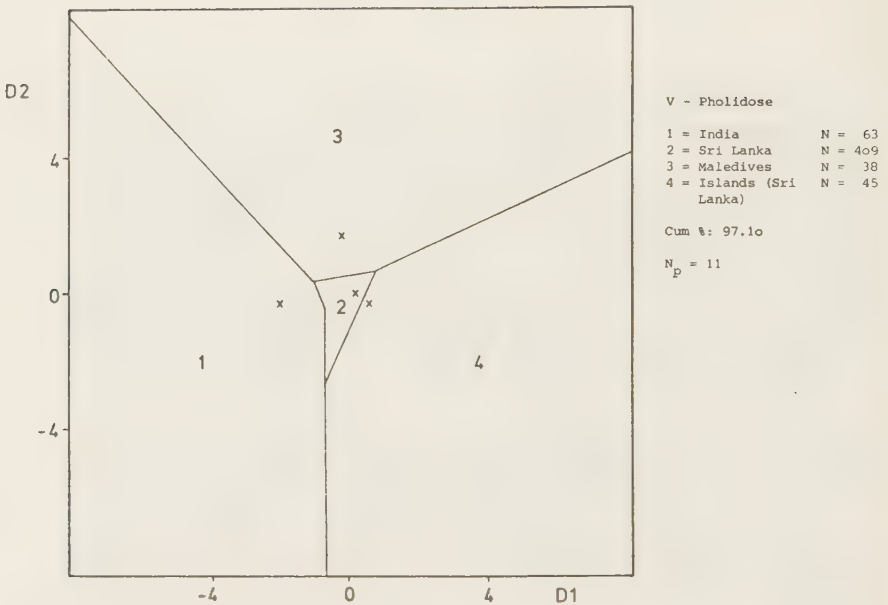


Abb. 26. Diskriminanzanalyse, *C.versicolor*. Vergleich zwischen Sri Lanka, den vorgelagerten Inseln, Indien und den Malediven. Der Übersichtlichkeit halber nur Gruppenzentroide (= x) und Klassifikationsareale eingezeichnet (s. NIE et al. 1975). Erläuterungen im Text.

Zusammenfassend für Abschn. 6.7. läßt sich feststellen:

Die Analyse der geographischen Variation bei den nicht-endemischen Arten CAL und V ergab für V, daß die Tiere in der Trockenzone eindeutig größer waren als im Bergland bzw. in der Feuchtzone. Bei CAL war ein ähnlicher Zusammenhang, allerdings mit umgekehrtem Vorzeichen, feststellbar. Vier (bei V) bzw. fünf (bei CAL) der insgesamt 11 gemessenen Beschil­derungsmerkmale änderten sich signifikant mit der Fundorthöhe in einheitlicher Richtung, die Schilderzahl nahm nämlich ab, je höher die Tiere vorkamen.

Bei einigen dieser Parameter wurde darüberhinaus eine davon unabhängig ausgeprägte klinale Variation in SW-NE-Richtung festgestellt. Mögliche Ursachen und funktionelle Bedeutungen dieser Variationen werden noch diskutiert.

Der multivariate Vergleich ergab für die einzige untersuchte Inselpopulation von CAL (Insel Kachchativu, zwischen Indien und Sri Lanka gelegen) eine völlige Eigenständigkeit hinsichtlich der untersuchten Parameter. Auf mögliche Ursachen hierfür wird in der Diskussion noch näher eingegangen.

Für die Inselpopulationen von V konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß diese durch Besiedlung von Sri Lanka aus dort hingelangt waren. Die Tiere dieser Art von den Malediven hingegen erwiesen sich bereits derart eigenständig in ihrer Merkmalsausprägung, daß sie weder eine stärkere Ähnlichkeit mit denen von Indien noch mit denen von Sri Lanka besaßen.

6.8. Phänetische Beziehungen zwischen den Calotes-Arten Sri Lankas

Da eine Bewertung der untersuchten Pholidose-Parameter wie auch der Körperproportionen hinsichtlich apomorpher bzw. plesiomorpher Ausprägung nicht möglich war - hierzu hätten wesentlich mehr Vertreter der Gattung *Calotes* auf ihre Merkmalsausprägung hin verglichen werden müssen - wurden diese ungewichtet und in ihrer Gesamtheit daraufhin analysiert, ob sich die Arten damit voneinander abtrennen lassen und welche Nachbarschaftsbeziehungen sich ggf. ergeben würden. Für derartige Fragestellungen ist die Diskriminanzanalyse, aufbauend auf kanonischen Korrelationen, besonders geeignet (SEAL 1964).

Um eine Gleichbewertung der Parameter zu gewährleisten, wurde mit einer direkten Methode gearbeitet. Dabei werden alle in die Analyse einbezogenen Parameter simultan zur Berechnung der Diskriminanzfunktionen herangezogen.

Dies wurde sowohl nur mit den Pholidose-Parametern als auch gemeinsam mit den Körperproportionen durchgeführt. In beiden Fällen ergab sich die gleiche Gruppierung (Abb.27).

Aus Abb.27 geht zunächst hervor, daß alle Arten gut isolierte Cluster bilden. Lediglich zwischen *C.liocephalus* und *C.liolepis* ist eine gewisse Überlappung festzustellen.

Vergleicht man die endemischen mit den beiden nicht-endemischen Arten, so steht *C.ceylonensis* diesen noch am nächsten, intermediär zwischen *C.versicolor* und *C.liolepis*.

Zunächst könnte es sich dabei sowohl um durch Konvergenzen als auch um eine phylogenetisch bedingte Ähnlichkeit handeln. Auf ersteres könnte man bei *C.versicolor* und *C.ceylonensis* zunächst auf Grund deren schwerpunktmäßigem Vorkommen in einer Region mit gleichen Klimabedingungen, nämlich der Trockenzone, schließen (vgl. Abb.22). Dagegen spricht jedoch erstens, daß diese Ähnlichkeit dennoch so hoch ist, obwohl das gesamte, von *C.versicolor* vollständig vermessene Tiermaterial in die Berechnungen einbezogen wurde, also auch das aus der Feuchtzone, dem Zentralen Bergland und den Knuckles-Bergen sowie zweitens, daß sich nicht nur diese beiden Arten sehr ähnlich sind, sondern auch *C.versicolor* und *C.calotes*. Letztere kommt jedoch schwerpunktmäßig nicht in der Trockenzone, sondern in der Feuchtzone und im Zentralen Bergland vor (vgl. Abb.22).

Zusammenfassend läßt sich somit zum einen eine sehr wahrscheinlich phylogenetisch bedingte Sonderstellung von *C.ceylonensis*, intermediär zwischen Endemiten und Nicht-Endemiten, feststellen, zum anderen die vergleichsweise starke Überlappung von *C.liocephalus* und *C.liolepis* in Abb.27. Diese beiden Arten bilden gemeinsam mit *C.nigrilabris* eng benachbarte Cluster, ebenso wie die beiden nicht-endemischen Arten *C.calotes* und *C.versicolor*. Damit steht zwar *C.ceylonensis* den nicht-endemischen Arten noch am nächsten, Endemiten und Nicht-Endemiten können aber dennoch als zwei mehr oder weniger deutlich getrennte Gruppen angesehen werden. Die hier gewonnenen Befunde werden bei der Frage nach möglichen stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den *Calotes*-Arten Sri Lankas noch diskutiert (Abschn. 7.7.).

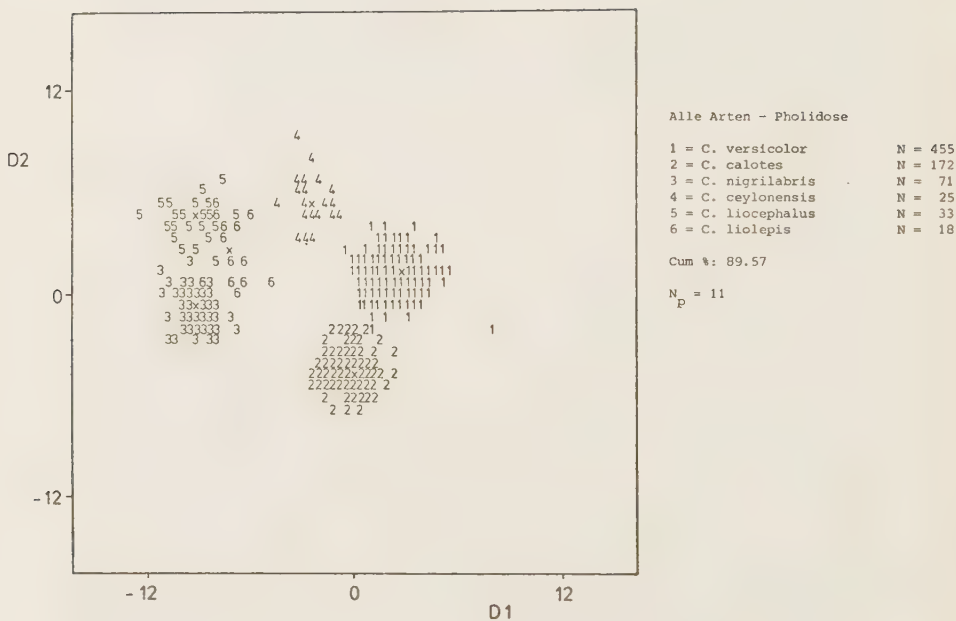


Abb. 27. Diskriminanzanalyse mit allen Calotes-Arten Sri Lankas.
Nur Pholidose-Merkmale. Erläuterungen im Text.

7. Diskussion

7.1. Allgemeines

Da die Diskussion der Ergebnisse der elektrophoretischen Untersuchungen einen relativ eigenständigen Abschnitt in der vorliegenden Arbeit bildet, wird sie hier als erstes dargestellt.

Anschließend daran werden die eng miteinander zusammenhängenden Befunde aus den Markier-Versuchen, den Mikrohabitatpräferenzen und denen über die geographische Verbreitung und Variation diskutiert und versucht, Aussagen über mögliche phylogenetische Beziehungen zwischen den Calotes-Arten Sri Lankas an Hand der vorliegenden Ergebnisse zu machen.

7.2. Serum-Proteinanalysen

7.2.1. Bedeutung und Aussagekraft elektrophoretischer Untersuchungen

Der Diskussion der einzelnen Ergebnisse sei noch stichpunktartig vorausgeschickt, vor welchem Hintergrund diese gesehen werden müssen.

Wie bereits oben angedeutet (s. Abschn. 6.5.1.), ist es nicht möglich, an Hand der zwei unterschiedlichen Vergleichsansätze Aussagen über Allelverhältnisse oder gar über gesamte Genotypen zu machen. Haupthindernis ist dabei, daß sämtliche in die Analyse eingegangenen Proteine nicht oder nur sehr schwer zu homologisieren sind. Zur Orientierung sei erwähnt, daß Vertebraten-Plasma etwa 100 bis 200 Proteine enthält (FERGUSON 1980).

Folglich setzen sich die Einzelpeaks in den Densitogrammen sicherlich in den meisten Fällen aus ganzen Proteingruppen zusammen.

Da dies für alle Arten gleichermaßen zutrifft, erscheint es dennoch zulässig, mit solchen Phänotypen (Elektromorphen) Aussagen über genetische Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den untersuchten Arten abzuleiten.

Durch die vergleichende Untersuchung von Gesamtproteinmustern im Gegensatz zu wenigen Einzelproteinen wird der Fehler gering gehalten, der durch die Abhängigkeit von Mobilitätsänderungen von den mitunter sehr verschiedenen Evolutionsraten einzelner Proteine auftreten könnte (vgl. FERGUSON 1980).

Während bei Elektrophoresen im allgemeinen Ladung und Größe bzw. Gestalt der analysierten Proteine die wesentlichen Faktoren sind, die deren Beweglichkeit im elektrischen Feld bestimmen, kann für die hier durchgeführten Cello-gel-Elektrophoresen davon ausgegangen werden, daß primär Ladungsdifferenzen die unterschiedliche Lage der Banden bestimmen (FERGUSON 1980). Diese Mobilität wiederum erweist sich als sehr stabil. So bewirken beispielsweise Faktoren wie das Alter, Geschlecht, physiologischer Zustand und Umwelt in der Regel nur quantitative Veränderungen (HEMMER, pers. Mitt.).

Im Densitogramm würde sich der Einfluß derartiger Faktoren als Änderung der Peakhöhe bemerkbar machen, nicht jedoch in Form einer unterschiedlichen Lage. Nachdem die Peaklage Hauptgegenstand der hier beschriebenen Arbeiten ist, hat demzufolge auch die Tatsache, daß den Tieren z.T. erst nach etwa 6-wöchiger Haltung in Terrarien Blut entnommen werden konnte, keinen Einfluß auf die gewonnenen Ergebnisse gehabt.

Ein weiterer wichtiger Punkt für die Bewertung der Ergebnisse elektrophoretischer Untersuchungen betrifft die Interpretierbarkeit von unterschiedlichen und gleichen Mobilitäten. Verschiedene Beweglichkeit zeigt nämlich eindeutig Strukturunterschiede der betrachteten Komponenten an, die mindestens eine Aminosäure betreffen (AVISE 1975), selbst unter dem Einfluß potentieller Heterogenitätsquellen, wie sie von JOHNSON (1977) beschrieben wurden.

Manche Autoren nehmen an, daß etwa jede dritte Aminosäure-Substitution auch eine unterschiedliche Beweglichkeit im elektrischen Feld zur Folge hat (z.B. KING & WILSON 1975) und daher elektrophoretische Identität bekanntermaßen keinen Schluß auf Sequenzgleichheit der untersuchten Moleküle zuläßt (GORMAN et al. 1971, JOHNSON 1977).

Für die vorliegenden Vergleiche ist die mit hoher Wahrscheinlichkeit zutreffende Annahme bereits ausreichend, daß ähnlichen Beweglichkeiten sehr wahrscheinlich auch ähnliche Strukturen zugrunde liegen (DESSAUER & FOX 1964) und daß folglich - zumindest auf Artniveau - homologisierbare Proteine eher einander benachbart als weit über die gesamte Laufstrecke gestreut liegen müßten.

Insgesamt gesehen lassen sich mittels elektrophoretischer Methoden also lediglich Art und Stärke der Unterschiede angeben, wobei das Ausmaß tatsächlicher genetischer Variation bzw. Unterschiedlichkeit unterschätzt wird (vgl. DOBZHANSKY et al. 1977).

7.2.2. Vergleich der Ergebnisse mit Befunden aus anderen Echsengruppen

Die Analyse der albuminähnlichen Fraktionen ergab keine intraspezifischen Unterschiede, jedoch waren die Beweglichkeiten von Art zu Art sehr verschieden (Tab.19).

Ein vergleichbarer Befund liegt von MALDONADO & ORTIZ (1966) vor: Bei den 7 von ihnen untersuchten Anolis-Arten ergab sich im Gegensatz zu den hier vorliegenden Befunden eine konstante Mobilität für das Albumin bei allen Arten.

Nimmt man an, daß sich das Albumin annähernd wie eine Evolutionsuhr verändert (vgl. WILSON et al. 1977) und daß ferner das Ausmaß elektrophoretisch feststellbarer Unterschiedlichkeit proportional dem Zeitraum ist, der seit der Trennung der Arten und der Herausbildung unterschiedlicher Genpools vergangen ist, so muß die untersuchte Artengruppe von Calotes aus phylogenetisch heterogeneren bzw. zumindest teilweise älteren Arten als die von MALDONADO & ORTIZ (1966) verglichenen Anolis-Arten zusammengesetzt sein.

Leider liegen meines Wissens keine Befunde vor, die eine Verallgemeinerung dieser Hypothese für die gesamte Gattung Anolis ermöglichen. Dieser Aspekt erscheint insofern bedeutsam, als die Vertreter der Gattung Calotes im südostasiatischen Raum mitunter als ökologisches Äquivalent der Gattung Anolis angesehen werden (BELLAIRES 1971).

Bisher liegen für Echsen nur relativ wenig Gesamtspektren der Serumproteine von einzelnen Artengruppen vor. Insbesondere fehlen Angaben, die das Ausmaß intraspezifischer Variabilität in den Mobilitäten von Einzelkomponenten, wie das Albumin, und in den Gesamtmustern erkennen lassen.

DESSAUER & FOX (1956) hatten an Hand der Plasmaproteinmuster einen Bestimmungsschlüssel für einige Amphibien- und Reptilien-Ordnungen erarbeitet und in einer späteren Arbeit (DESSAUER & FOX 1964) versucht, die Charakteristika der Densitogramme zahlreicher Reptilien-Familien zu beschreiben. Für die Sauria wurden in der erstgenannten Arbeit Daten von 5 verschiedenen Familien benutzt, darunter waren aber keine Vertreter der Agamiden.

Auf Grund der andersartigen Methodik, die die beiden Autoren angewandt haben, ist zwar kein quantitativer Vergleich der Laufstrecken mit den hier vorliegenden Daten möglich, aber qualitative Unterschiede sind eindeutig feststellbar.

Die beiden Hauptkriterien, nach denen DESSAUER & FOX (1956) die Sauria charakterisierten, scheinen nicht oder nur sehr bedingt bei den untersuchten Calotes-Arten erfüllt zu sein (vgl. Abb.18): Zwischen dem absoluten Maximum (=albuminähnliche Fraktion) und dem davorliegenden Peak muß nicht immer eine "Mulde" liegen. Der in ihrer Arbeit dargestellte Peak kann bei den hier verglichenen Arten fehlen (NIGR), der albuminähnlichen Fraktion kann auch ein Plateau vorgelagert sein (CEYL), von dem dann erst ein weiterer Peak durch ein relatives Minimum getrennt ist. Auch können im Anfangsbereich eines Laufes relativ intensiv ausgeprägte Banden auftreten (LIOC). Das Fehlen solcher Banden war von den Autoren als kennzeichnendes Element beim Vergleich der Plasmaproteinmuster der von ihnen untersuchten Amphibien- und Reptilienordnungen angegeben worden.

V scheint noch am ehesten dem von DESSAUER & FOX (1956) ermittelten Muster für die Sauria zu entsprechen.

Leider finden sich in den beiden zitierten Arbeiten keine Hinweise darauf, wie variabel die albuminähnlichen Fraktionen in den bearbeiteten Echsen-Familien (N=14) bzw. die Gesamtmuster sein können.

Jedoch wird ein wichtiger Tatbestand deutlich: Von den Mobilitäten der albuminähnlichen Fraktionen allein lassen sich keine sicheren Aussagen über phylogenetische Beziehungen zwischen den Familien ableiten. Danach würden beispielsweise (nach Fig. 42-5 in DESSAUER & FOX 1964) so unterschiedliche Taxa wie die Varanidae, Amphisbaenidae, Agamidae und Chamaeleonidae als nahe verwandte Gruppen eingestuft, was mit Sicherheit nicht zutreffend ist.

Dies zeigt erneut, daß elektrophoretische Methoden oberhalb der Gattungsebene nur sehr begrenzte Aussagekraft haben.

7.2.3. Phylogenetische Aspekte

Betrachtet man die Ergebnisse der Analyse der albuminähnlichen Fraktionen und der Gesamtdensitogramme, so ergibt sich Übereinstimmung in folgenden Punkten:

- 1) Die Sonderstellung von LIOL gilt für beide Ansätze.
- 2) Die Arten mit mittleren Albumin-Mobilitäten bilden gemeinsame oder zumindest eng benachbarte Cluster.

Die Gruppierungen der 6 untersuchten Arten, von denen 4 in Sri Lanka endemisch sind, haben mit keinem der beiden hier verwendeten Ansätze eine Ähnlichkeitsstruktur ergeben, die Endemiten und Nicht-Endemiten als getrennte Gruppen ausweisen würde.

Somit liefern die elektrophoretischen Befunde keinen Anhaltspunkt dafür, daß die endemischen Arten auch eine phylogenetisch einheitliche Gruppe darstellen.

Plasmaproteine, wie etwa das Albumin, gehören zu den schnell evoluierenden Proteinen (FERGUSON 1980). Diese Eiweiße sollten nach wenigstens 5 bis 6 Millionen Jahren dauernder Trennung der betreffenden Genpools der einzelnen Arten auch unterschiedliche Beweglichkeiten aufweisen (SARICH 1977). Ist dies zutreffend, so müßten die sich in der albuminähnlichen Fraktion unterscheidenden Arten, d.h. die Gruppen NIGR, CAL, V/CEYL/LIOC und LIOL, jeweils mindestens seit dem Pliozän getrennt sein.

Sehr wahrscheinlich sind die Arten stammesgeschichtlich noch älter, da mit der Untersuchung der Serumproteine lediglich eine Mindestangabe für Trennungszeiträume gemacht werden kann.

Erst der elektrophoretische Vergleich relativ langsam evoluierender Proteine und deren isolierte Betrachtung könnte Aufschluß über Trennungen, die bis vor ca. 50 Millionen Jahren stattgefunden haben, liefern (SARICH 1977).

Nach MAXSON & MAXSON (1979) sind elektrophoretische Methoden, im Gegensatz zu dieser Auffassung, auf Grund der höheren Wahrscheinlichkeit des Auftretens zufallsbedingter elektrophoretischer Identität von Proteinen bei sehr lang getrennten Genpools, nur brauchbar zur Untersuchung von Divergenzprozessen, die nicht weiter als bis ins Miozän, also bis vor ca. 12 - 25 Mio. Jahren, zurückgehen.

Dennoch wäre damit immer noch die Möglichkeit gegeben, einen für die Evolution der Fauna Sri Lankas sehr wichtigen Zeitabschnitt mit zu erfassen, nämlich das Miozän, in dem Sri Lanka erstmals vollständig vom indischen Subkontinent getrennt war (COORAY 1967).

Falls die rezenten Calotes-Arten Sri Lankas zu diesem Zeitpunkt bereits getrennt waren, müßte ihre Speziation in Zusammenhang mit Evolutionsprozessen auf der Indischen Halbinsel gesehen werden.

Stammesgeschichtlichen Veränderungen innerhalb der Calotes-Formen, speziell auf der Insel Sri Lanka, käme damit nur sekundäre Bedeutung zu.

7.3. Populationsuntersuchungen an *C.nigrilabris*, *C.calotes* und *C.versicolor*

7.3.1. Methodische Probleme

7.3.1.1. Größe der Untersuchungsgebiete

Da mit zunehmend kleinerer Flächengröße eines Untersuchungsgebietes Randeffekte eine wichtige Rolle spielen, mußten die Gebiete so groß gewählt werden, daß die Streifgebiete mehrerer Echsen mehr oder weniger vollständig innerhalb des Areals zu liegen kamen.

Dies war insofern problematisch, als vor Beginn der Arbeiten und auch während der Anfangsphase nicht bekannt war, wie groß diese Streifgebiete annähernd sein könnten. Eine genaue Festlegung erwies sich während der Arbeiten auf Grund der hohen Variabilität und des oftmals "punktuellen" Auftretens der Tiere als äußerst schwierig. Dieses punktuelle Auffinden der Echsen, d.h. daß im Laufe von mehreren Stichproben manche von ihnen immer an der gleichen Stelle angetroffen wurden, dürfte eine direkte Konsequenz dessen sein, daß einige bestimmte Orte im Habitat bevorzugt genutzt wurden, die gewissermaßen das Aktivitätszentrum darstellen. Dies wurde für andere Echsenarten bereits mehrfach festgestellt (BLAIR 1960, O'BRIEN et al. 1965, RAND 1967).

Weiterhin erschwerend bei der Festlegung der Größe der Untersuchungsgebiete kam hinzu, daß sich die meisten Echsen im Durchschnitt nicht lange in den Gebieten aufhielten (vgl. Tab.13).

Auch mußte ein Kompromiß insofern eingegangen werden, als möglichst viele Gebiete äußerst gründlich bearbeitet werden sollten (vgl. Abschn. 4.1.). Dazu mußte bei jeder Stichprobe jeweils das gesamte Areal nach Tieren abgesucht und dabei alle untersuchten Parameter gemessen werden.

Demzufolge war es unmöglich, größere Gebiete zu bearbeiten und dabei gleichzeitig entsprechend genau vorzugehen und darüberhinaus alle Aspekte dieser Arbeit mit zu berücksichtigen.

So hätten größere Areale ein oberflächliches Absuchen nötig gemacht, was eine geringere Wiederfang-Rate zur Folge gehabt hätte. Dies wiederum hätte eine Auswertung bzw. Anwendung von einem der Modelle für Markier-Wiederfang-Versuche sehr in Frage gestellt.

Ein Hinweis dafür, daß die gefundenen Populationsgrößenwerte mit Ausnahme der extrem hohen Dichten für NIGR nicht völlig unerwartet hoch oder niedrig auf Grund zu klein gewählter Areale liegen, ergibt sich aus der einzigen vergleichbaren Untersuchung über nahe verwandte Echsen von SUBBA RAO (1970): Der Autor gibt für *Calotes nemoricola* aus Indien einen Wert von 50 Tieren pro Hektar an.

Dieser Befund stimmt sehr gut mit den für CAL und V errechneten Populationsdichten überein (vgl. Tab.12).

Vor diesem methodisch bedingten Hintergrund muß die Festlegung der Größe der Untersuchungsgebiete gesehen werden, die somit als vertretbarer Kompromiß zwischen den verschiedenen Erfordernissen angesehen werden kann.

7.3.1.2. Entkommene Tiere

Ein allgemeines Problem bei Markier-Wiederaufnahmefang-Versuchen stellen Tiere dar, die registriert bzw. beobachtet aber nicht gefangen werden konnten. War in einem solchen Fall eine Markiernummer zumindest teilweise erkennbar oder lediglich feststellbar, daß es sich um ein markiertes Exemplar handelte, so konnte in den meisten Fällen, auf Grund der gewonnenen Meßwerte, wahrscheinlich gemacht werden, um welche Echse es sich handelte.

Es kam hingegen auch vor, daß bei entkommenen Tieren keine Markierungen mit dem Fernglas erkennbar waren, d.h. daß es sich entweder um unmarkierte oder um Echsen handeln mußte, bei denen nur noch die (permanente) Schildermarkierung vorhanden war. Um auch hier ein Übersehen von Markierten zu vermeiden, wurden die gemessenen Daten, v.a. Geschlecht und Aufenthaltsort des betreffenden Tieres, mit solchen der letzten Stichprobenahmen verglichen. Bei Übereinstimmungen dieser Parameter sowie der Körperabmessungen und besonderer Kennzeichen, z.B. abgebrochener Schwanz, mit während der letzten Stichproben markierten Tieren, wurde bei der Datenerfassung vermerkt, daß es sich u.U. um ein bereits markiertes Tier gehandelt haben könnte.

Diese Methode des Wiedererkennens eines markierten Tieres mittels anderer gemessener Variablen hatte sich bereits bei populationsökologischen Untersuchungen an Skinken als sehr brauchbar erwiesen (BROOKS 1967).

Der Fehler, der sich durch diese entkommenen Tiere unausweichlich für die Berechnungen der Schätzwerte für die Populationsgrößen ergeben hätte, wurde dadurch vermieden, daß die Daten von solchen "Escaped-Tieren" nicht in die entsprechenden Auswertungen einbezogen wurden.

Auf Grund der geringen Häufigkeit, mit der CAL in GO und GR angetroffen wurde, ließen sich für GO keine Populationsgrößen schätzen und für GR lag der ermittelte Wert entsprechend niedrig (vgl. Tab.10 u. Abb.10). Daß diese geringen Dichten keine allgemein dünnere Besiedlung von Habitaten durch CAL darstellen, ist aus den wesentlich höheren Werten für das Gebiet GC zu schließen. Hier stimmte der Mittelwert über den gesamten Untersuchungszeitraum sehr gut mit denen für V aus GO und GR überein (s. Tab.12).

7.3.1.3. Datenerfassung von Jungtieren

Ein weiteres Problem bei der Schätzung von Populationsgrößen stellen vielfach die Juvenilen dar.

Oft sind sie schwerer zu fangen oder aufzufinden als die Adulten. Beide Faktoren waren sicherlich auch für die vorliegende Arbeit als erschwerend zu erwarten. So lag beispielsweise der Anteil an Juvenilen bei den entkommenen Tieren für alle Gebiete, außer N'Eliya, wesentlich höher als der der adulten Echsen.

Wie bereits erwähnt (Abschn. 6.1.), muß bei diesen Werten jedoch berücksichtigt werden, daß sie Maximalwerte in dem Sinne darstellen, daß mehrfach entkommene Tiere jeweils pro Stichprobe getrennt erfaßt wurden bzw. werden mußten, da keine Möglichkeit einer eindeutigen Identifizierung gegeben war.

Insgesamt betrachtet dürften damit die Juvenilen in den Stichproben möglicherweise etwas unterrepräsentiert gewesen sein. Weiterhin erschwerend war es, auf Grund ihrer geringen Wiederfangquoten, in allen Untersuchungsgebieten genügend Daten über die Jungtiere zu bekommen. Dies war nicht etwa auf Fangschwierigkeiten zurückzuführen, sondern in erster Linie auf den niedrigen Anteil von Juvenilen in den Wiederfängen. Ob dies primär auf Mortalität oder Emigration zurückzuführen ist, läßt sich nicht entscheiden.

Die meisten der bisher vorliegenden Arbeiten über Echsen deuten auf eine allgemein höhere Mortalität bei Jungtieren im Vergleich zu Adulten hin (TURNER 1977), jedoch gilt dies offensichtlich nicht für alle Arten (z.B. bei *Xantusia vigilis* (Sauria:Xantusiidae) nach ZWEIFEL & LOWE 1966) und sie kann auch innerhalb einer Art bzw. Population variieren (BRADSHAW 1971).

Daß nicht nur Mortalität, sondern insbesondere Migration, eine bedeutende Rolle gerade bei jungen Echsen spielt, wird bei der Frage nach der relativen Bedeutung von Mortalität und Natalität, im Vergleich zu Migrationsprozessen in den untersuchten Gebieten, noch genauer diskutiert (s. Abschn. 7.3.2.).

7.3.1.4. Witterungsabhängigkeit der Aktivitäten der Echsen

Auf Grund der Temperatur- oder allgemein der Abhängigkeit der Aktivitäten vieler Echsen von den herrschenden Witterungsbedingungen konnte man je nach Wetterlage unterschiedlich viele Tiere in den Gebieten antreffen. Besonders deutlich machte sich dies einmal in GC bemerkbar, wo während extrem starker Regenfälle an einem Stichprobentag (Ende Dez. '79) nur 2 Tiere gesehen wurden.

Da jedoch angenommen werden kann, daß diese Aktivitätsunterschiede sowohl markierte als auch unmarkierte Tiere in gleicher Weise zeigen, dürfte der Anteil an markierten in den Stichproben nicht durch diesen abiotischen Faktor beeinflußt worden sein. Es können sogar aus Veränderungen in diesem Proportz, trotz wetterbedingter Aktivitätsunterschiede, was sich möglicherweise auch bei geringfügigen Witterungsunterschieden bemerkbar macht, Hinweise über Mortalität bzw. Migration gewonnen werden.

Da darüberhinaus mit der Manly/Parr-Methode Daten über das Auffinden markierter Tiere nicht nur von einem oder von wenigen Stichprobentagen, sondern über den ganzen Untersuchungszeitraum hinweg, für die Berechnungen der Populationsgrößen herangezogen wurden, dürften die hier erwähnten, möglichen Aktivitätsunterschiede insgesamt gesehen keinen nachteiligen Einfluß auf die gefundenen Ergebnisse gehabt haben.

Zudem wurden bei extrem schlechten Witterungsbedingungen, wo sich solche Aktivitätsunterschiede am stärksten bemerkbar machen, keine Stichprobennahmen durchgeführt. Während derartiger Schlecht-Wetter-Phasen wurden die Tiere fast nie aktiv beobachtet. Dies galt insbesondere für die Gebiete GC und GN, wo das Klima am rauhesten war.

7.3.2. Austauschprozesse in den Populationen

Die Tatsache, daß die durchschnittlichen Zeiten, die die markierten Echsen in den Untersuchungsgebieten beobachtet worden sind, selbst in N'Eliya, dem Gebiet mit der stabilsten Population, wesentlich unter dem gesamten Beobachtungszeitraum liegen, zeigt zunächst an, daß ein starker Turn-over stattgefunden haben muß. Im folgenden soll gezeigt werden, ob an Hand dieser Aufenthaltszeiten Aussagen über die Bedeutung von Mortalität, Natalität und von Migrationsprozessen in den bearbeiteten Populationen gemacht werden können.

Daß Migration bei den untersuchten Populationen eine bedeutende Rolle spielt, geht zunächst aus dem Befund hervor, daß in allen Gebieten und während des gesamten Untersuchungszeitraums stets neue (noch nicht markierte) adulte Tiere in den Stichproben zu finden gewesen sind. Insbesondere in Othnapitiya (GO) und Ranawana (GR) wurde im Laufe der Arbeiten immer wieder ein gehäuftes Auftreten von halberwachsenen und adulten unmarkierten Tieren festgestellt. Dies betraf insbesondere junge ♂ von V in GR und adulte ♂ von CAL in GO. Daß dies Immigranten gewesen sind und nicht etwa Tiere, die bei vorherigen Stichprobennahmen übersehen worden waren, erscheint in Anbetracht des langen Untersuchungszeitraums als ziemlich gesichert.

Auch die in Abb.10 für V in GO und GR sich innerhalb weniger Wochen ändernden Anteile von Männchen bei gleichzeitiger Zunahme der Populationsdichte, beispielsweise von Okt.-Dez. 1979, sprechen für zumindest zeitweilig hohe Immigrationsraten.

Obgleich Mortalität und Emigration zunächst an einer Populationsabnahme bzw. einem Austausch an Individuen in sehr verschiedenem Ausmaß beteiligt sein können, haben die meisten Autoren bisher angenommen, daß bei Echsenpopulationen hauptsächlich die Sterberate hierfür ausschlaggebend ist (z.B. BALLINGER 1973, COGGER 1969 zitiert in TURNER 1977, TINKLE 1967). Auch TURNER (1977) unterscheidet nicht zwischen Mortalität und Emigration und setzt Verlust im wesentlichen mit einer Abnahme auf Grund von Mortalität gleich (p.173).

FITCH (1973) hatte 15 Arten tropischer Echsen in Costa Rica untersucht und dabei eine sehr hohe Austauschrate in den Populationen festgestellt. Die meisten von ihm markierten Tiere verschwanden innerhalb eines Jahres. Obgleich er fand, daß dabei möglicherweise räumliche Verschiebungen der Streifgebiete eine Rolle spielten, konnte er diese jedoch nicht quantifizieren.

Gegen die Tatsache, daß Mortalität die relativ geringen Zeiten, die die Echsen in den Untersuchungsgebieten verbracht haben (vgl. Tab.13), völlig erklären kann, sprechen zunächst Wiederfunde markierter Tiere außerhalb der Areale.

In N'Eliya, wo vergleichbare Habitate in unmittelbarer Nähe des Untersuchungsgebietes, nämlich im Zentrum der Rennbahn (vgl. Abb.3) lagen, konnten am 26.5.80 bei einer nur einstündigen Suche nach markierten Tieren 8 ♂ ca. 50 - 100 m außerhalb des eigentlichen Untersuchungsgebietes gefunden werden. Diese waren im Mittel vor etwa 1 1/4 Jahren erstmals markiert worden (Min.: 7 Mon., Max.: 17.5 Mon.). Bei einem durchschnittlichen Anteil Markierter in der Population von 59% (nach Tab.11) und einer mittleren Populationsdichte von 220 Tieren/ha (nach Tab.12) würden diese wiedergefangenen Echsen etwa 6% der markierten Tiere in der Population entsprechen.

In den anderen Arealen, wo ebenfalls gegen Abschluß der Arbeiten außerhalb der Grenzen nach markierten Echsen gesucht wurde, war die Wahrscheinlichkeit, Emigranten zu finden, von vornherein wesentlich geringer. In Corbet's Gap etwa war das Areal nördlich der festgelegten Grenze nicht begreifbar (verfilzte, dornige Sträucher und steiler Abhang), in Ranawana und Othnapitiya hätte eine gründliche Suche selbst in unmittelbarem Umfeld der Gebietsgrenzen auf Grund der Strukturdiversität des Habitats einen enormen Zeitaufwand beansprucht.

Zudem kann für diese Areale angenommen werden, daß bestimmte Teile, wie beispielsweise die umliegenden Reisfelder, von den Echsen bei Wanderungen ohne "Zwischenaufenthalt" überquert werden und folglich die Migrationsdistanzen im Durchschnitt wesentlich höher liegen als für N'Eliya und Corbet's Gap. Diese stärker ausgebildete "Patchiness" in Ranawana und Othnapitiya dürfte insgesamt dazu führen, daß bei Verschiebungen der Streifgebiete dort im Durchschnitt größere Distanzen zurückgelegt werden und damit auch die Wahrscheinlichkeit, Tiere in unmittelbarer Nähe der Areale anzutreffen, sehr gering ist. Auf einen derartigen Zusammenhang hatte bereits RAND (1967) bei seinen Arbeiten mit *Anolis lineatopus* hingewiesen.

Trotz der eben geschilderten Schwierigkeiten konnten in Othnapitiya 2 Tiere etwa 150 m außerhalb des Gebietes wiedergefangen werden, die vor 8 bzw. 11 Monaten erstmals gesehen und markiert worden waren.

Im folgenden soll an Hand eines Vergleichs mit den von TURNER (1977) zusammengestellten Daten über Überlebensraten bei Echsen versucht werden, wenigstens einen Hinweis über die mittlere relative Bedeutung von Mortalität und Emigration bei den untersuchten Echsenpopulationen zu bekommen.

Die durchschnittliche Aufenthaltsdauer der Tiere für alle Gebiete und Arten beträgt 75 Tage (2.5 Mon.). Darin sind auch die Echsen eingeschlossen, die nur ein einziges Mal gesehen worden sind. Für diese wurde die Aufenthaltsdauer dem halben mittleren Zeitraum zwischen 2 aufeinanderfolgenden Stichproben gleichgesetzt (vgl. Tab.10).

Weiterhin wird vereinfachend angenommen, daß die Mortalitätsraten altersunabhängig sein sollen. Zugrundegelegt wird ein exponentielles Modell, ausgehend von folgender Gleichung:

$$N_t = N_0 e^{at} \quad (I)$$

N_t = Anzahl Markierter zum Zeitpunkt t

N_0 = Anzahl Markierter zum Zeitpunkt $t = 0$

t = Zeit (in Monaten)

a = Abnahmerate der Markierten in der Population ($a < 0$)

Die durchschnittliche Aufenthaltsdauer von 75 Tagen (2.5 Mon.) entspricht der Zeit, in der die Markierten um 50 % abgenommen haben ("Halbwertszeit").

Zu diesem Zeitpunkt ist $N_t / N_0 = 0.50$

Aus (I) ergibt sich für $t = 2.5$ (Mon.): $0.50 = e^{2.5a}$

$$a = - 0.2773$$

Nimmt man nun an, daß große Echsen im allgemeinen relativ hohe Überlebensraten haben (TURNER 1977) und verwendet man für den Vergleich den Mittelwert von $a = -0.0815$ (Abnahmerate, Annahme: nur mortalitätsbedingt!), den TURNER (1977) für 9 Populationen von Echsen mit Körpergewichten von $\geq 20g$ (vergleichbar denen von *Calotes*) angibt, so gilt:

$$a = a_m + a_e$$

a = Abnahmerate der Markierten (s.o.)

a_m = Abnahme auf Grund von Mortalität

a_e = Abnahme auf Grund von Emigration

$$a_e = a - a_m = -0.2773 + 0.0815 = -0.1958$$

Um also eine Abnahmerate von $a = -0.28$ zu erreichen, müßte die Emigrationskomponente 2.4 fach höher als der Mortalitätsanteil sein ($0.1958:0.0815 = 2.40$) bzw. TURNER's Wert von 0.0815 müßte um den Faktor 3.4 höher liegen, um einen a_e -Wert von 0 zu bekommen, d.h. daß Mortalität allein für die Abnahme der markierten Echsen in den Populationen ausschlaggebend gewesen wäre.

Alle diese Befunde zeigen, daß Natalität und Mortalität allein die relativ geringen Aufenthaltszeiten der Echsen in den Gebieten nicht erklären können, sondern daß Migration eine wesentliche Rolle für die Größe und den Austausch von Individuen in den untersuchten Populationen gespielt haben muß. Beim Vergleich von Mortalität und Emigration dürfte letztere sogar in höherem Ausmaß für die Abnahme der markierten Tiere ausschlaggebend gewesen sein. Das seltene Auftreten von frisch geschlüpften Jungtieren während der Untersuchungen könnte zudem ein Hinweis dafür sein, daß Migration allgemein in den untersuchten Populationen eine bedeutendere Rolle spielte als Natalität und Mortalität.

7.4. Sozialverhalten, Territorialität, Mikrohabitatnutzung und Frage der Konkurrenz zwischen C.calotes (CAL) und C.versicolor (V)

Sozialverhalten und Territorialität

Auf Grund der hier nur im Rahmen der Stichprobennahmen in den Untersuchungsgebieten gesammelten Daten über die Aktivitäten lassen sich natürlich nur bedingt Schlüsse über die Sozialstruktur bzw. allgemein die Bedeutung des Sozialverhaltens in den bearbeiteten Populationen ableiten.

Soziale Verhaltensweisen werden in Echsenpopulationen entweder durch den Farbwechsel bzw. Färbungszustand eines Tieres in einer bestimmten Situation oder durch Körperbewegungen und Körperhaltungen, etwa bei der Paarung, bei Revierkämpfen etc., ermöglicht (vgl. Tab.6, BRATTSTROM 1971, CARPENTER & FERGUSON 1977, HARRIS 1964).

Die Tatsache, daß bei CAL und V zwar Territorialität zwischen den ♂♂ beobachtet worden ist, aber keine Hinweise auf eine Verteidigung bestimmter Stellen innerhalb der Streifgebiete vorliegen, spricht dafür, daß die Männchen beider Arten ihr gesamtes Streifgebiet verteidigen. Inwieweit dies auch bei den ♀♀ der Fall ist, konnte nicht geklärt werden. In Übereinstimmung damit wäre auch die Feststellung von STAMPS (1977), daß Arten mit den sozialen Verhaltensweisen und dem intensiven Farbwechsel, wie auch bei CAL und V beobachtet, meist ihr gesamtes Streifgebiet und nicht etwa nur Teile davon verteidigen ("Home Range Defense" im Gegensatz zu "Specific Site Defense"). Dies entspricht auch den vorliegenden Befunden, daß bei allen bisher näher untersuchten Agamiden die ♂♂ ihre Streifgebiete zu verteidigen scheinen (Tab.II in STAMPS 1977).

Leider liegen bisher keine Daten von den Arten CEYL, LIOC und LIOL vor, die erkennen lassen könnten, ob und in welchem Ausmaß auch diese Arten territorial sind. Da sie vorwiegend in sehr dichter Vegetation mit entsprechend schlechten Sichtverhältnissen vorkommen, könnte man zunächst größere Überlappungen der Streifgebiete erwarten (SCHOENER 1977) und/oder überhaupt ein weniger stark ausgeprägtes oder gar fehlendes Territorialverhalten (STAMPS 1977, vgl. auch SCHOENER 1968b).

Einige Hinweise dafür, daß Territorialverhalten bei den Calotes-Arten Sri Lankas sehr wahrscheinlich unterschiedlich stark ausgeprägt ist, ergaben sich für NIGR im Vergleich zu CAL und V:

- a) In der Primärvegetation, in der NIGR ursprünglich verbreitet ist (Nebelwald), dürften schlechte Sichtverhältnisse vorherrschen. Auch ist das Farbwechselvermögen dieser Art vergleichsweise zu CAL und V wesentlich weniger stark ausgeprägt.
- b) Das Sozialverhalten machte insgesamt einen sehr geringen Anteil am Gesamtspektrum aller registrierten Aktivitäten aus (s. Abb.11).
- c) Trotz häufigen Sichtkontaktes und teilweise unmittelbarer Nähe zwischen den Tieren wurden nie direkte innerartliche Interferenzen, wie etwa bei CAL und V, beobachtet.

Mikrohabitatnutzung und Frage der Konkurrenz zwischen CAL und V

CEYL, LIOC und LIOL sind typische baumbewohnende Arten. Sehr häufig lassen sich bei arborealen Echten noch Stamm- und Kronenbewohner unterscheiden, wie etwa bei der Gattung Anolis (s. z.B. COLLETTE 1961, CREWS & WILLIAMS 1977, RAND & WILLIAMS 1969).

Aus methodischen Gründen konnte nicht festgestellt werden, ob diese Arten sich vorwiegend im Kronenbereich der Bäume aufhalten. Dies dürfte jedoch naheliegend sein, was möglicherweise aus der im Vergleich zu den zahlreichen durchgeführten Exkursionen großen Seltenheit zu schließen ist, mit der diese Arten an Baumstämmen angetroffen worden sind. Zudem sprechen Terrarienbeobachtungen dafür, daß sie Sonnenbaden, was im Stammbereich der Bäume meist nicht möglich ist. Außerdem wurden Tiere von LIOC in einigen wenigen Fällen tatsächlich im Kronenbereich von Bäumen beobachtet.

Bis auf die bereits erwähnte häufigere Nutzung der Kategorie "Boden" durch die Weibchen von CAL und V in allen Gebieten bestehen - bis auf CAL in GC - keine Unterschiede in der Strukturnutzung zwischen $\sigma\sigma$, $\varphi\varphi$ und Juvenilen dieser Arten. In GC allerdings ist eine vergleichsweise starke räumliche Trennung zwischen Adulten und Juvenilen festzustellen. Dies betrifft alle drei untersuchten Parameter der Raumnische (vgl. Abb.12, Tab.18, Abb.14). Das Fehlen einer gut ausgebildeten Baumschicht dürfte in diesem Areal eine räumliche Überlappung zwischen $\sigma\sigma$, $\varphi\varphi$ und Juvenilen zunächst als wahrscheinlicher erscheinen lassen. Möglicherweise herrscht aber gerade in einer derartigen Situation stärkere intraspezifische Konkurrenz, deren Folge die gefundene räumliche Trennung von Adulten und Jungtieren sein könnte. Letztere könnten dadurch, wenn auf diese Weise die Nahrungskonkurrenz mit den Adulten minimiert wird, die kritische Phase der hohen Mortalität als kleine Jungtiere relativ frühzeitig hinter sich bringen (vgl. RAND 1967).

Die vergleichende Analyse der räumlichen Nutzung der Untersuchungsgebiete GO und GR durch die Arten CAL und V weist auf Parallelen mit den Angaben über die mittleren Populationsgrößen in diesen Arealen hin (Tab.12). In GO, im Flachland, wo die Dichte der CAL-Population sehr niedrig ist, ist für beide Arten eine ähnliche Bevorzugung der untersten Habitatkategorien festzustellen, auch sind die Werte für die Vertikalkomponente viel ähnlicher (Unterschied d. Medianwerte zw. CAL und V in GO = 0.69, in GR = 1.20, s. Tab. 17), und auch die horizontale Überlappung erwies sich als stärker (Abb.15). In GR hingegen, also im Bergland, wo die relative Abundanz von CAL wesentlich höher lag als in GO, war zwar die Nutzung der Habitatstrukturen zwischen CAL und V sehr ähnlich (Abb.12), allerdings bestanden deutliche Unterschiede in der Nutzung der Höhe über dem Boden (HAG) und auch in den Aufenthaltsorten der Tiere im Gebiet GR selbst (Abb.16). Die Möglichkeit für eine bessere (breitere) räumliche Einnischung von CAL im Bergland im Gegensatz zum Flachland könnte (mit) dafür verantwortlich sein, warum diese Art anscheinend im Hochland häufiger als im Flachland zu finden ist (DERANIYAGALA 1953).

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre dadurch gegeben, wenn sich, was hier für GC zutrifft, allgemein zeigen ließe, daß CAL bei allopatrischem Vorkommen höhere Populationsdichten aufweist als bei Sympatrie mit V. Zur Beantwortung dieser Frage hätten allerdings noch Populationsdichte-Schätzungen aus anderen Gebieten vorliegen müssen.

CAL und V nutzen sehr wahrscheinlich in den Gebieten mit Sympatrie die gleichen Ressourcen (Raum, vermutlich auch Nahrung) teilweise in gleicher oder ähnlicher Weise und sind damit potentielle Konkurrenten. Allerdings ist über die Begrenztheit dieser Ressourcen nichts bekannt. Denkbar wäre etwa eine, zumindest zeitweilig, während längerer Trockenphasen, in den Gebieten GO und GR auftretende Nahrungskonkurrenz.

7.5. Interpretierbarkeit und Dynamik der Verbreitungsmuster

Die Problematik, die gefundenen Verbreitungsmuster der Calotes-Arten Sri Lankas in Bezug auf phylogenetische Beziehungen zu interpretieren, beruht hauptsächlich auf den Schwierigkeiten, die damit verbunden sind, die folgenden beiden Fragen zu beantworten:

- 1) Welches war das genaue Verbreitungsmuster vor Beginn der massiven Eingriffe des Menschen in die Vegetation in Sri Lanka?
- 2) Wie lassen sich diese Muster auf Grund von historischen Prozessen erklären?

Die Feststellung des Gebietes, in dem eine bestimmte Art vorkommt, wird meist dadurch erschwert, daß es sich dabei um kein statisches Phänomen handelt, sondern um eine dynamische Größe (vgl. MacARTHUR 1972). Für Sri Lanka kommt noch hinzu, daß diese Muster durch den Einfluß des Menschen in Bezug auf die Geschwindigkeit von Evolutionsprozessen in enorm kurzer Zeit erheblich verändert worden sind: Frühe Kulturen mit vorwiegendem Reisanbau in der Trockenzone (Anuradhapura- und Polonnaruwa-Periode, ca. 300 v.Chr. bis 1300 n.Chr.), also hauptsächlich im NW und SE der Insel, haben aller Wahrscheinlichkeit erstmals größere Eingriffe in die Waldbestände zur Folge gehabt (vgl. ABEYWICKRAMA 1956). Erst das Auflassen der Städte und des Tanksystems im N hat zur Entstehung der dort jetzt anzutreffenden Wälder geführt, die nach DeROSAYRO (1960) folglich sekundärer Natur sind (vgl. auch DITTUS 1977).

Diese Vegetationsdynamik hat wohl in erster Linie zu einer zeitweiligen (wd. der intensiven Kultivierung der Trockenzone) Verkleinerung bzw. Unterteilung in mehr oder weniger isolierte Populationen bei CEYL geführt, die nach dem späteren erneuten Vordringen der Wälder, vor etwa 700 Jahren, wieder rückgängig gemacht wurde. Es ist zu erwarten, daß während dieser Phase Veränderungen in der Verbreitung von CAL und V, allerdings "mit umgekehrtem Vorzeichen" im Vergleich zu CEYL, parallel dazu abliefen.

Mit Sicherheit sind, auf Grund des eben erwähnten Siedlungsschwerpunktes in der Trockenzone, während der frühen Perioden der Besiedlung von Sri Lanka durch den Menschen, die Pflanzengemeinschaften in der Bergregion und im SW der Insel bis in relativ kurz zurückliegende Zeiträume mehr oder weniger unbeeinflusst geblieben.

Die in den letzten ca. 100 Jahren immer stärker gewordene Zerstörung der Wälder, einhergehend mit zunehmender landwirtschaftlicher Nutzung und Besiedlung durch den Menschen, hat die ehemals sicher kontinuierlichen Verbreitungsgebiete der Arten LIOC, LIOL und NIGR in isolierte Areale und diese damit in Einzelpopulationen aufgespalten. Lediglich auf Grund der noch vorhandenen Populationen in solchen Restgebieten mit der entsprechenden Vegetationsdecke konnte also auf die in Abb.22 dargestellten ursprünglichen Verbreitungsmuster geschlossen werden. Dies hatte beispielsweise zur Folge, daß das Vorkommen von LIOL im SW Sri Lankas nicht eindeutig dokumentiert werden konnte. Allerdings war ein Fundort von Museumsmaterial Colombo und es liegen zwischenzeitlich auch Informationen über ein mögliches Vorkommen dieser Art im Sinharaja-Regenwald-Gebiet vor (KARUNARATNE, pers. Mitt. u. eigene Funde in Randgebieten).

Sehr oft lassen die Fundortangaben des Museumsmaterials nur bedingte, manchmal sogar falsche Schlüsse auf das Vorkommen zu. Dies ist v.a. dann der Fall, wenn keine Fundorthöhen angegeben sind, sondern lediglich der nächst gelegene größere Ort, der u.U. wesentlich niedriger liegen kann. Solche Angaben erschweren natürlich die Feststellung der Verbreitungsgrenzen einer Art nach oben bzw. unten ganz erheblich. Daher wurde bei zweifelhaften Fällen stets den eigenen Ergebnissen Vorrang gegeben..

Obgleich die Veränderungen in der Vegetation in Sri Lanka schnell abgelaufen sind bzw. noch ablaufen, sind diese auf Grund dessen, daß sie - zumindest was das Bergland anbetrifft - relativ neuen Ursprungs sind, sehr gut dokumentiert und es sind durchaus Rückschlüsse auf die Art und Ausdehnung der ursprünglichen Vegetation in den entsprechenden Gebieten möglich. Die flächige Darstellung in Abb.22 spiegelt dementsprechend z.T. das Gesamtareal wider, innerhalb dessen jetzt nur noch bruchstückhaft bestimmte Gebiete besiedelt sind.

Wie bereits mehrfach angedeutet, kommen die endemischen Calotes-Arten, von NIGR einmal abgesehen, bevorzugt in Primärvegetation bzw. in nicht allzu stark vom Menschen veränderten Biotopen vor. CAL und V hingegen sind ausgesprochene Kulturfolger, V sogar in noch stärkerem Ausmaß als CAL.

Nimmt man an, daß Sri Lanka vor ca. 200 Jahren noch nahezu vollständig mit Wald bedeckt gewesen ist, so können die beiden Nicht-Endemiten zur damaligen Zeit nur ein sehr kleines Verbreitungsgebiet besessen haben. Da diese Arten jedoch mit Sicherheit schon existiert haben, als Sri Lanka noch vom Menschen völlig oder nahezu unbeeinflusst gewesen ist, stellt sich die Frage, ob u.U. erst nachdem der Mensch diese Insel in größerer Anzahl besiedelt hat, auch CAL und V dort Fuß fassen konnten.

Möglicherweise hängt auch das Vorkommen auf den Sri Lanka vorgelagerten Inseln mit deren Besiedlung durch den Menschen zusammen.

Damit wäre CAL eine Art mit ursprünglicher Herkunft aus S-Indien. Ob ihre heute vorliegende Beschränkung im Vorkommen auf den Süd-Teil der Indischen Halbinsel allerdings auch nicht bereits Folge einer Schrumpfung eines ehemals wesentlich weiter ausgedehnten Verbreitungsgebietes ist, muß hier offen bleiben.

Auch V wäre damit eine Art, die Sri Lanka erst relativ spät besiedelt hat. Ähnliche Überlegungen wurden bereits von DERANIYAGALA (1959) angedeutet, der die Entstehung der endemischen Arten in Zusammenhang mit einer längeren Phase der Isolation im Vergleich zu den Nicht-Endemiten bringt.

Dafür spricht auch noch, daß beim Vergleich von Sri Lanka mit Indien, mittels Diskriminanzanalysen, weder CAL noch V isolierte Cluster bilden (Abb.25 u. nicht abgebildeter Scatterplot des Laufes, mit dem Abb. 26 erzeugt wurde), also die untersuchten Populationen sich nicht sehr stark voneinander unterscheiden.

Die weitere "Evolution" der Verbreitungsmuster der Calotes-Arten Sri Lankas wird sicherlich nahezu ausschließlich durch den Einfluß des Menschen bedingt sein. Für NIGR, die einzige endemische Art, die die entsprechenden, neu entstehenden anthropogenen Umwelten nutzen kann bzw. zu nutzen versucht, stellt sich die Frage, ob dies auch auf lange Sicht hin möglich ist oder ob die Existenz dieser Art nicht an das Vorhandensein der entsprechenden Ursprungs-Biotope (m. Nebelwaldvegetation) gebunden ist. Auch könnte mit den Veränderungen in der Verbreitung von CAL und V (s.u.) das Problem auftauchen, daß NIGR mit ihnen konkurrieren muß, sobald diese sich entsprechend ausgebreitet haben.

Die Zukunft von LIOC wird sehr eng gekoppelt mit zukünftigen Veränderungen der Bergwälder sein. Bereits zum jetzigen Zeitpunkt dürfte diese Art keine durchgehende Verbreitung mehr besitzen (vgl. Abb.22), sondern in Form von isolierten Einzelpopulationen vorkommen. Von Interesse - v.a. für Überlegungen naturschützerischer Art - wäre dabei zu wissen, welche Mindestfläche an Wald nötig ist, um eine lebensfähige Population zu gewährleisten.

Ein weiterer, noch nicht in seinen Folgen abschätzbarer Faktor, ist der Cardamom-Anbau (*Elettaria repens*, Zingiberaceae), der eine Vernichtung des Jungbaumbestandes und damit eine Überalterung der Waldbestände und u.U. deren langfristige Vernichtung zur Folge haben könnte.

Besonders drastisch dürften in absehbarer Zukunft die Einflüsse auf die Verbreitung von CEYL werden, da gerade in der Trockenzone ein Rückgang der Wälder durch Rodung zu erwarten ist.

Diese insgesamt sich für den Bestand der Endemiten negativ auswirkenden Einflüsse des Menschen werden jedoch umgekehrt eine größere Ausbreitung der nicht-endemischen Arten CAL und V nach sich ziehen.

Die Schaffung neuer Habitats durch den Menschen hat in den letzten Jahren und Jahrzehnten bereits eine intensive Ausbreitung dieser Kulturfolger bewirkt.

Eine ähnliche Dynamik im Vorkommen, vorwiegend bei der Gattung Ameiva (Sauria: Teiidae), fand HEATWOLE (1966) in Panama. Auch dort wechselten kontinuierliche und diskontinuierliche Verbreitungsmuster je nach der Stärke des menschlichen Einflusses ab. Er stellte ebenfalls erstaunlich scharfe Verbreitungsgrenzen zwischen zwei Ameivenarten fest, von denen eine innerhalb des Waldes, die andere jedoch nur außerhalb, in offener Vegetation, vorkam.

Vergleichbare Hinweise liefern auch GORMAN & HILLMAN (1977), die eine ähnliche Situation bei zwei Anolis-Arten auf physiologisch bedingte unterschiedliche mikroklimatische Ansprüche an deren Habitat zurückführen. Dabei hat nach Ansicht der Autoren Ausschluß durch Konkurrenz in der Anfangsphase der Entstehung dieses Musters eine Rolle gespielt, während dieser jetzt jedoch auf Grund der bereits evoluierten physiologischen Unterschiede keine Bedeutung mehr zukommt.

Ob dieser Zusammenhang auch für eine Erklärung der scharfen Verbreitungsgrenzen zwischen CEYL und V angenommen werden kann, läßt sich ohne eine genaue Analyse der Mikrohabitatsansprüche beider Arten an solchen Orten nicht beurteilen.

7.6. Beurteilung der gefundenen geographischen Variation bei C.calotes (CAL) und C.versicolor (V)

7.6.1. Variation der Körpergrößen

Bevor auf die Einzelbefunde aus der Analyse der geographischen Variation eingegangen wird, sollen einige der bisher bekannten Zusammenhänge zwischen der Körpergröße und der Ökologie von Echsen kurz genannt werden.

Meist besteht bei Echsen eine Beziehung zwischen Körpergröße und der mittleren Beutegröße (s. z.B. SCHOENER & GORMAN 1968). Allgemein wird dieser Zusammenhang dahingehend gedeutet, daß die Größe dieser carnivoren Tiere gewissermaßen eine Anpassung an die Nutzung bestimmter durchschnittlicher Beutegrößen darstellt (RAND 1964, ROUGHGARDEN 1974, SCHOENER 1967 u. 1968). Leider liegen keine Daten vor, die Hinweise darüber hätten geben können, ob und zu welchem Anteil diese Größenunterschiede genetisch bedingt sind. Es sei der Klarheit wegen hier also erneut betont, daß bei den im folgenden geschilderten "Anpassungen" nichts über deren modifikatorische bzw. genetische Grundlagen bekannt ist.

Daß es sich bei der eben geschilderten Beziehung jedoch nicht nur um eine Zunahme (Abnahme) von mittlerer Beutegröße mit steigender (abnehmender) Räubergröße handelt, sondern auch um eine Zunahme (Abnahme) des Variationsbereiches, der genutzt wird, wurde bereits von WILSON (1975) betont. Dies hat eine Asymmetrie in dem Sinne zur Folge, daß kleinere Räuber auf den unteren Teil des Größenspektrums der Beuteobjekte beschränkt sind, während die großen bzw. adulten Tiere in einer Population potentiell das gesamte Spektrum nützen können.

Oft ist auch die Größe bei Echsen direkt durch die An- bzw. Abwesenheit von Konkurrenten bestimmt (SCHOENER 1969), oder sie stellt primär eine Anpassung an Habitatstrukturen dar, ausgehend von der Tatsache, daß mit variierender Körpergröße auch das Problem der Thermoregulation bei diesen poikilothermen Organismen unterschiedliche Bedeutung erlangt (ASPLUND 1974).

Einigen der eben geschilderten Faktoren kommt sicher eine bedeutende Rolle für die Größenunterschiede bei CAL und V zu. Allgemein muß angenommen werden, daß größere SVL-Werte innerhalb einer Art entweder Folge eines schnelleren Wachstums sind oder aber das Erreichen eines höheren Alters bei mehr oder weniger gleichen Wachstumsraten anzeigt. In beiden Fällen könnten diese Größenunterschiede, wie etwa bei Leguanen beim Vergleich von Populationen aus trockeneren und feuchteren Regionen vermutet, mit der Verfügbarkeit der Nahrung zusammenhängen (HARRIS, im Druck; MÜLLER 1972).

Möglicherweise spielt für den umgekehrten Verlauf der Richtungen der Größen- bzw. -abnahme Konkurrenz zwischen den beiden Arten noch eine gewisse Rolle, wobei diese allerdings auf Grund der Seltenheit von CAL in den trockensten Teilen Sri Lankas (vgl. Abb.22), u.U. also gerade in den Gebieten, wo die größten Tiere von C.versicolor angetroffen worden sind, keine bedeutende Rolle spielen kann.

Es sei hier noch erwähnt, daß während des gesamten Beobachtungszeitraums in den Untersuchungsgebieten nie adulte Tiere von V angetroffen wurden, die das Gewicht bzw. die Körpergrößen der größten Tiere der Trockenzone erreicht hatten.

Nicht unterschätzt werden darf auch die Tarnmöglichkeit vor Freßfeinden, die bei der braunen Art V und der grünen Art CAL sicher mit dem überwiegenden "Farbcharakter" des entsprechenden Habitats variiert. Dies könnte auch für die Seltenheit von CAL in den trockensten Teilen Sri Lankas, im NW und SE der Insel, mit verantwortlich sein (ERDELEN 1978), wo die Vegetation vorwiegend den Charakter einer Dornbusch-Savanne besitzt (GAUSSEN et al. 1968).

SMITH (1935) hatte bereits betont, daß die indochinesischen Populationen von V wesentlich kleiner sind als die der Indischen Halbinsel. Leider läßt sich auf Grund des Fehlens entsprechender Fundortangaben nicht entscheiden, ob hier eher eine Unterschiedlichkeit zusammenhängend mit Feuchtigkeitsbedingungen oder auf Grund der Höhenlage vorliegen könnte.

ANNANDALE (1909) bestätigte den Größtentrend beim Vergleich von Stichproben aus den niedrig gelegenen trockeneren Teilen Indiens mit denen von Bengalen, der Himalayaregion und dem ehemaligen Indochina. Für das gesamte Verbreitungsgebiet von V wurde dieser auch von ERDELEN (1977) festgestellt. Die Befunde von Sri Lanka sprechen dafür, daß sich eine ähnliche Regelmäßigkeit hier auf wesentlich kleinerem Raum ausgebildet hat, der durchaus die gleichen Kausalfaktoren, also mit der Höhenlage und/oder den Feuchtigkeitsverhältnissen sich ändernde Umweltparameter, zugrunde liegen könnten.

7.6.2. Variation der Beschilderung mit der Fundorthöhe

Die Einheitlichkeit der Beziehungen zwischen den untersuchten Pholidose-Parametern und der Fundorthöhe bei CAL und V (Tab.25) besteht zwar im Vorzeichen der Korrelationen, nicht aber in der Stärke.

CAL weist generell höhere r-Werte auf, außerdem sind insgesamt mehr Parameter als bei V signifikant mit der Fundorthöhe korreliert. Auf Grund der Homogenität dieses Zusammenhangs, d.h. der Abnahme der Anzahl der entsprechenden Schilder in allen Fällen, ist es sehr wahrscheinlich - wie bereits in Abschn. 6.7.2. angedeutet - daß eine gemeinsame funktionelle Beziehung zwischen diesen Pholidose-Änderungen und der Fundorthöhe besteht.

Geht man von der Annahme aus, daß die Ausprägung derartiger Beschilderungsmerkmale in den meisten Fällen ausschließlich oder zumindest in hohem Grad genetisch gesteuert ist (BELLAIRES 1971, FOX 1975), so zeigen die bei CAL im Vergleich zu V durchwegs höheren Korrelationen einen stärker ausgeprägten funktionellen Zusammenhang zwischen Pholidose und Fundorthöhe an.

Die gefundene Abnahme der Anzahl der Schilder mit zunehmender Höhe und damit deren relative Größenzunahme, unter der Annahme, daß der Körpergrößentrend vergleichsweise zu dem der Pholidose vernachlässigbar ist, steht in Widerspruch zu der häufig gefundenen Reduktion der Schildergröße in höheren, kühleren Gebieten (s.z.B. HELLMICH 1951, SOULE 1966).

SOULE & KERFOOT (1972) vermuteten einen ähnlichen Zusammenhang auf Grund dessen, daß kleinere Schilder oft weniger stark gekielt sind, damit kleinere Oberflächen haben und folglich den Wasser- und Wärmeverlust reduzieren. Dies kann somit als Anpassung an kühle oder trockene Gebiete angesehen werden.

Daß die von SOULE & KERFOOT (1972) angestellten Überlegungen möglicherweise für die in dieser Arbeit behandelten Echsen und auch allgemein nicht zutreffen, dafür spricht auch die starke Kielung der Schuppen bei der Taubagame (*Cophotis ceylanica*) und die relativ großen, stark abgeplatteten Schilder bei zwei Arten von Hornagamen (Gatt. *Ceratophora*) in Sri Lanka. Beides sind Agamiden, die nur in größeren Höhen vorkommen.

Auch sind bei NIGR, der am höchsten vorkommenden Calotes-Art (vgl. Abschn. 6.6., Abb.22), die Schilder vergleichsweise stark gekielt.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die sich mit der Fundorthöhe ändernden Pholidose-Parameter sehr wahrscheinlich eine zumindest teilweise, nicht genauer quantifizierbare, genetische Anpassung widerspiegeln. Sollte dies zutreffen, so wäre damit gezeigt, daß sich bei einzelnen Reptilienarten die Beschilderung (Größe, Gestalt, Anzahl der Schilder) mit zunehmender Höhe nicht einheitlich ändern bzw. ausgeprägt sein muß.

Die Hauptschwierigkeit, zu genaueren Aussagen zu kommen, liegt einerseits in der Komplexität der Umweltfaktoren, die auf dieses Merkmalssyndrom einwirken und sicherlich auch in der bereits von KERFOOT (1970) geäußerten Vermutung, daß wohl Selektion nicht so sehr direkt auf die Ausprägung der Anzahl von Schildern wirkt, sondern vielmehr auf die Verbindung von Pholidosemerkmalen mit bestimmten funktionalen Systemen der Tiere, wie etwa Änderungen in der Ausbildung der Muskulatur als Folge unterschiedlicher Anforderungen an den Bewegungsapparat.

7.6.3. Multivariate geographische Variation bei *C.calotes* und *C.versicolor*

Das vermutete Fehlen wirksamer Isolationsbarrieren und der mögliche intensive Genfluß zwischen den Populationen, überlagert durch die klinale Variation von Merkmalen, haben sehr wahrscheinlich dazu beigetragen, daß bei CAL und V in Sri Lanka selbst keine allzu starke Differenzierung in Einzelpopulationen oder gar Unterarten festzustellen war (Abb.23 u. 24). Selbst die benachbarten Inselepopulationen von *C.versicolor* erwiesen sich als nahezu identisch mit denen der Hauptinsel Sri Lanka. Dies scheint für die Faunen dieser im NW vorgelagerten Inseln allgemein zuzutreffen (DeSILVA 1957), die mit Sicherheit durch Immigration von Sri Lanka aus ihre heutige Zusammensetzung erlangten und bei denen wahrscheinlich dauernd Austauschprozesse, bedingt durch den Menschen, stattfinden.

Derart gute Evidenzen für die Besiedlung von Inseln von benachbarten größeren Landmassen aus ließen sich bereits öfters durch Vergleich der entsprechenden Populationen mittels multivariater Methoden erhalten (s. GOULD & JOHNSTON 1972, SOULE 1966).

Für CAL allerdings ergab sich eine völlige Eigenständigkeit der Inselepopulation von Kachchativu. Diese Insel ist unbewohnt; lediglich einmal im Jahr findet dort ein religiöses Fest statt, zu dem Gläubige aus Indien und Sri Lanka kommen. Denkbar wäre, daß damit zusammenhängend einmal Echsen auf die Insel gelangt sind, aus deren Nachfahren die heutige Population dort besteht.

Dies entspräche der bereits erwähnten Möglichkeit, daß es sich um eine Populationsgründung durch nur wenige Individuen gehandelt hat. Gerade in solchen Fällen spielen Zufallsprozesse eine wichtige Rolle (s. z.B. MAYR 1967) und es kann leicht zur Entstehung morphologisch relativ eigenständiger Populationen kommen. Dies gilt in besonderem Maße, wenn beim Vergleich derartiger Populationen mit benachbarten Regionen, wie in dieser Arbeit, Merkmale herangezogen werden (Pholidose), deren Ausprägung zu einem hohen Grad oder gar ausschließlich genetisch determiniert ist und deren Variation folglich genetische Variation widerspiegelt (FOX 1975, HECHT 1952).

Scharfe Selektionsbedingungen für CAL auf Kachchativu sind nur schwer vorstellbar, da diese Inseln vom Klima her der Trockenzone in Sri Lanka entsprechen (DeSILVA 1957) und starke Fluktuationen in anderen Umweltparametern, wie etwa im Nahrungsangebot, lediglich eine andere Seite des gleichen Phänomens wie oben beschrieben darstellen, nämlich der Bedeutung von Zufallsprozessen. Dies gilt insofern, als eine mögliche Folge von Schwankungen dieser Art Engpässe in den Populationsgrößen sein könnten ("Bottlenecks"). Darüberhinaus dürfte es nicht sehr wahrscheinlich sein, daß die gefundenen Unterschiede in der Beschilderung der Kachchativu-Tiere, sowohl im Vergleich mit Sri Lanka als auch mit Indien, durch biotische Faktoren auf dieser Insel unter entsprechend starken Selektionsdrücken entstanden sind.

Eine Kopplung etwa zwischen der Anzahl der Schilder um Körpermitte und dem Nahrungsangebot dürfte wohl nicht zu erwarten sein. Leider ist nichts genaues über das Alter der Inseln im NW Sri Lankas bekannt, aber ihre Entstehung dürfte sicher mit Schwankungen des Meeresspiegels im Quartär zusammenhängen, die zwischen ca. 15 und 30 m betragen haben (COORAY 1967) und die möglicherweise mit den Eis- und Zwischenzeiten in Europa und Nordamerika korreliert waren (vgl. MOORE 1960).

Ob die Inseln allerdings bereits seit dem Beginn der letzten Eiszeit (Würm, vor ca. 120000 Jahren) in der jetzigen Form bestanden haben, erscheint fraglich. Erwiesen dürfte jedoch sein, daß sich der Meeresspiegel in diesem Bereich in den letzten paar Jahrtausenden praktisch nicht verändert hat (COORAY 1967), was u.U. bis zum Ende der letzten Eiszeit, vor etwa 10000 Jahren, zurückreichen könnte.

Gegen die bereits diskutierte Selektionshypothese würde auch noch sprechen, wenn diese Inseln einem dauernden Wechsel von Verschwinden und Neuentstehung unterliegen würden, also nur sehr kurzlebige Habitate wären.

Daß sich derartige Inselbildungsprozesse im Verlauf von nur wenigen Jahrzehnten oder Jahrhunderten abspielen können, wurde bereits mehrfach für andere, ebenfalls Sri Lanka, allerdings, im Gegensatz zu Kachchativu, in unmittelbarer Küstennähe, vorgelagerte Inseln eindeutig dokumentiert (DERANIYAGALA 1955, 1958 u. 1965).

Sehr wahrscheinlich kommt es auf den im NW Sri Lankas gelegenen Inseln auf Grund der schlechten klimatischen Bedingungen und dem damit verbundenen Wassermangel während der meisten Zeit des Jahres zu starken Populationschwankungen, wenn nicht gar, da ja im Gegensatz zum Festland nicht in andere Gebiete abgewandert werden kann, zur Extinktion der entsprechenden Echsenpopulationen. Eine Neubesiedlung könnte dann während der günstigen feuchten Jahreszeit erfolgen. Ein derartiger Zusammenhang wurde schon von DeSILVA (1957) vermutet.

Es wäre weiter interessant zu wissen, ob die Echsen dieser Inseln eine Diapause während besonders trockener Jahresabschnitte machen bzw. ob - was zwangsläufig nötig sein dürfte - die Reproduktionsphase, speziell von *C. versicolor* und *C. calotes*, dort mit dem Eintritt der feuchten Jahreszeit gekoppelt ist (vgl. Abschn. 6.2.).

7.7. Überlegungen zur Phylogenie der Calotes-Arten Sri Lankas

Obgleich es enorm schwierig erscheint, die komplexen Prozesse zu analysieren, die - abgesehen von Ereignissen in historischer Zeit - zur Evolution der Calotes-Arten Sri Lankas beigetragen haben, soll hier dennoch versucht werden, einige sich aus dieser Arbeit ergebende Zusammenhänge in einem phylogenetischen Rahmen zu betrachten.

Das Fehlen geologischer Daten, die eine genaue Rekonstruktion des Klimas Sri Lankas und der Dynamik der Landverbindungen mit Indien seit dem Miozän erlaubt hätten, dürfte wohl nicht nur bei dieser Arbeit ein "Missing Link" zum Verständnis des Evolutionsablaufs darstellen.

Es seien hier eingangs nochmals die Befunde aus dem morphologischen Vergleich zwischen allen Calotes-Arten Sri Lankas mittels Diskriminanzanalysen zusammengefaßt (vgl. Abb.27):

a) Endemiten und Nicht-Endemiten sind, als Artencluster betrachtet, stark unterschiedlich, lediglich *C.ceylonensis* steht intermediär zwischen *C.liocephalus*/*C.liolepis* und *C.versicolor*.

b) Die Endemiten *C.liocephalus* und *C.liolepis* bilden überlappende Cluster, alle anderen 4 Arten sind morphologisch eindeutig voneinander abtrennbar.

Die Uneinheitlichkeit innerhalb der Gruppe der endemischen Arten hatte sich bereits bei den Ergebnissen der Elektrophoresen herausgestellt (Abb.19). Dies wurde darüberhinaus, wie eben geschildert, durch die morphologischen Untersuchungen bestätigt. Trotz der Heterogenität innerhalb der Endemiten sind sie jedoch, abgesehen von dieser "Intermediärstellung" von *C.ceylonensis*, durchaus eindeutig von den Nicht-Endemiten verschieden (vgl. Abb.27).

Die Möglichkeit, daß endemische Arten eines Taxons nicht notwendigerweise auch eine phylogenetisch einheitliche Gruppe sein müssen, wurde bereits früher vermutet (ERDELEN 1978).

Auch wurde mitunter angenommen, daß, was die Fauna Sri Lankas anbetrifft, Endemiten und Nicht-Endemiten unterschiedlich lange isolierte Genpools und damit verschiedenes phylogenetisches Alter haben müßten (e.g. DERANIYAGALA 1959). Dem widerspricht die gefundene Ähnlichkeit zwischen der endemischen Art *C.ceylonensis* und *C.versicolor* sowohl auf Proteinebene als auch hinsichtlich der untersuchten morphologischen Parameter. Beide Arten sind wahrscheinlich sehr lange geographisch isoliert gewesen und kommen erst seit relativ kurzer Zeit gemeinsam in Sri Lanka vor. Sie könnten also durchaus stammesgeschichtlich etwa gleich alt sein, wobei jede von ihnen wiederum durch voneinander unabhängige Speziationsprozesse entstanden ist.

Alle bisher vorliegenden Befunde über die geographische Verbreitung und über die Habitatpräferenzen sprechen dafür, daß CEYL bereits vor V in weiten Teilen Sri Lankas vorgekommen sein muß. Möglicherweise ist das Vordringen von V nach S-Indien und Sri Lanka erst durch die mit den entsprechenden Klimaänderungen nach der letzten Eiszeit einhergehenden Vegetationsänderungen ermöglicht worden oder aber direkt durch den Einfluß des Menschen.

Nimmt man an, daß das Klima in Sri Lanka und auch in Indien während der letzten Eiszeit feuchter als heute war (DERANIYAGALA 1958, SARASIN 1910), so könnte, ausgehend von den Präferenzen von *C.calotes* für die feuchten Teile Sri Lankas, diese Art zur damaligen Zeit ein wesentlich größeres Verbreitungsgebiet besessen haben, das erst vor ca. 10000 Jahren, also mit dem Ende der letzten Eiszeit, auf den heutigen Raum in S-Indien zusammengeschrumpft ist.

Für eine ehemals weitere Verbreitung von CAL spricht auch noch ihr von S-Indien völlig isoliertes Vorkommen auf den Nikobaren mit einer entsprechend großen Verbreitungslücke dazwischen (SMITH 1935).

Möglicherweise wurde Sri Lanka von CAL während dieser letzten feuchten Phase besiedelt. Auf Grund der damaligen Klimabedingungen muß praktisch die gesamte Insel zu dieser Zeit mit Regenwald bedeckt gewesen sein (ABEYWICKRAMA 1956).

Das heutige Vorkommen von CAL in Nicht-Primär-Biotopen in Sri Lanka läßt dies allerdings als fraglich erscheinen.

Evidenzen über die Hypothese eines ehemals sehr viel größeren Verbreitungsgebietes und über die "Ursprungsbiotope", in denen CAL vorgekommen ist, ließen sich aus Untersuchungen über die Habitatpräferenzen dieser Art in S-Indien bzw. auf den Nikobaren gewinnen. Insbesondere wäre es wichtig zu wissen, ob ihr Vorkommen in Südindien, ähnlich wie in Sri Lanka, schwermüßig im Hochland liegt. Ihre Eigenschaft als Kulturfolger muß wohl auf jeden Fall als sekundär angesehen werden.

Die Daten aus Sri Lanka deuten darauf hin, daß das Muster der jetzigen Verbreitung von CAL hauptsächlich auf eben dieser Fähigkeit beruht, in der Nähe menschlicher Siedlungen bzw. in anthropogen stark beeinflussten Vegetationstypen existieren zu können. Auch bei dieser Art, ebenso wie bei *C. versicolor*, ist nicht auszuschließen, daß sie mit dem Menschen nach Sri Lanka einwanderte, ihre Artentstehung dürfte allerdings nicht dort stattgefunden haben.

Die gemeinsame Betrachtung der Ergebnisse der elektrophoretischen Arbeiten (Vgl. d. albuminähnliche Fraktionen) und der morphologischen Analysen spricht neben der bereits erwähnten Sonderstellung von CEYL auch für einen möglichen unterschiedlichen Evolutionsverlauf bei *C. nigrilabris*. Diese Art wies die mit Abstand langsamste albuminähnliche Fraktion auf und bildete ein homogenes Cluster beim zwischenartlichen Vergleich mit Diskriminanzanalysen (Abb. 27), war aber dabei wiederum LIOC und LIOL, im Vergleich zu den anderen Arten, am ähnlichsten.

Weiterhin kann auch noch das sicher als Relikt anzusehende Vorkommen in den gleichen Gebieten neben den stammesgeschichtlich sehr alten endemischen Formen wie die Agamen-Gattungen *Lyriocephalus*, *Ceratocephalus* und *Coeloceryx*, die von DERANIYAGALA (1953) sogar in einer eigenen Subfamilie, den *Lyriocephalinae*, zusammengefaßt wurden, als ein Hinweis auf ein mögliches phylogenetisch hohes Alter von *C. nigrilabris* gewertet werden. Nach DERANIYAGALA (1959) soll diese Gruppe der *Lyriocephalinae* die am frühesten eingewanderten Agamiden in Sri Lanka sein; er datiert diesen Zeitpunkt auf eine der kühlen Perioden während des Pleistozäns zurück (p. 221). Fraglich erscheint mir allerdings, ob es sich notwendigerweise um Immigration bei diesen Formen gehandelt haben muß oder ob nicht Speziations- bzw. Differenzierungsprozesse auf Sri Lanka selbst (noch) eine bedeutende Rolle für die Evolution dieser Reliktgruppe (vgl. CRUSZ & NUGALIYADDE 1978, DERANIYAGALA 1953) gespielt haben.

Sollte jedoch deren jetziges Vorkommen in Sri Lanka tatsächlich nur eine Folge einer Immigration und späterer Extinktion in Indien bzw. anderen Teilen der Verbreitungsgebiete sein, so wäre zu erwarten, unter der Voraussetzung, daß diese Einwanderung zu Beginn des Pleistozäns stattgefunden hat, wie von DERANIYAGALA (1959) vermutet, daß diese Formen damals mehr oder weniger auf der gesamten Insel verbreitet gewesen sind (vgl. PHILLIPS 1980). Die daran anschließende trockenere Phase hätte dann deren Rückzug in den SW Sri Lankas und ins Bergland zur Folge gehabt. Zu dieser Zeit könnten auch orogenetische Prozesse eine bedeutende Rolle gespielt haben. So nimmt WADIA (1941a u. 1941b) an, daß die Ausbildung des Berglandes in Sri Lanka möglicherweise erst im Pliozän, Pleistozän oder sogar noch später stattgefunden hat. Sollte dies zutreffen, so wäre damit eine Möglichkeit zum Rückzug dieser kälteliebenden Formen in kühlere Gebiete eröffnet worden und zugleich der Beginn von Evolutionsprozessen gegeben gewesen, der eine unterschiedliche Einnischung von Populationen in die damit neu entstandenen Habitate zur Folge gehabt hat. Diese Überlegungen erscheinen durchaus auch für die Evolution der Calotes-Arten Sri Lankas plausibel. Damit würde sich folgendes Bild für deren stammesgeschichtliche Entstehung ergeben:

Im Zusammenhang mit der eben erwähnten Phase der Anpassung an die Bedingungen im SW der Insel und im Bergland bzw. an die allmählich trockener werdenden Klimate im N-, E- und SE-Teil Sri Lankas könnte die Entstehung der endemischen Calotes-Arten gesehen werden: Der Rückzug der stammesgeschichtlich u.U. ältesten Art *C. nigrilabris* in die höchsten Teile des Zentralen Berglandes, die Entstehung der endemischen Art *C. ceylonensis* in der späteren Trockenzone und der anderen Endemiten *C. liolepis* und *C. liocephalus* im SW Sri Lankas, wobei sich diese beiden Arten unterschiedlich bezüglich ihrer Höhenverbreitung eingenischt haben, und zwar so, wie es etwa der jetzigen Höhenverbreitung entspricht (vgl. Abschn. 6.6.). Die beiden nicht-endemischen Arten *C. calotes* und *C. versicolor* sind sehr wahrscheinlich erst später nach Sri Lanka eingewandert, damit dürfte ihre Artentstehung nicht dort stattgefunden haben.

Bei all diesen Überlegungen wurden sehr stark vereinfachte geologische Zusammenhänge vorausgesetzt, nicht etwa mehrfache Wechsel zwischen unterschiedlichen Klimaperioden, wie von ABEYWICKRAMA (1956), DERANIYAGALA (1958) und MOORE (1960) angenommen. Auch wurde nicht berücksichtigt, welche Ausgangsbedingungen für die Evolution der Calotes-Formen bereits im Pliozän oder noch früher in Sri Lanka bestanden haben und es wurden keine Extinktionseignisse einbezogen bzw. postuliert.

Vielleicht geben die hier angestellten Überlegungen trotz dieser Einschränkungen und Vereinfachungen einen Eindruck davon, welche Schwierigkeiten damit verbunden sind, aus Analysen an Systemen mit rezenten tropischen Arten auf mögliche Zusammenhänge zu schließen, die für deren Evolution zu der Form und Artenzusammensetzung, wie wir sie heute vorfinden, relevant sind oder waren.

8. Zusammenfassung

An Hand der sechs in Sri Lanka vorkommenden Arten der Gattung *Calotes* (*Sauria*, *Agamidae*) wurde versucht, Beziehungen innerhalb dieses Artensystems auf möglichst unterschiedlichen Ebenen aufzuzeigen.

Es handelt sich um die Arten *Calotes calotes* (Abk.: CAL), *C. versicolor* (V), sowie um die Endemiten *C. ceylonensis* (CEYL), *C. liocephalus* (LIOC), *C. liolepis* (LIOL) und *C. nigrilabris* (NIGR).

Im einzelnen wurden populationsökologische, ethologische und morphologische Parameter und das Muster der geographischen Verbreitung untersucht sowie Vergleiche auf Proteinebene mittels Elektrophoresen vorgenommen. Darüberhinaus wurde die geographische Variation der beiden nicht-endemischen Arten analysiert.

Hierzu wurden von November 1978 bis Juli 1980 Freilandarbeiten in Sri Lanka und daran anschließend in Deutschland Elektrophoresen durchgeführt und Sammlungsmaterial von zahlreichen Museen bearbeitet.

Die Populationsuntersuchungen mit Markier-Wiederfang-Versuchen in den vier ausgewählten, anthropogen stark beeinflussten Gebieten N'Eliya (GN), Corbet's Gap (GC), Othnapitiya (GO) und Ranawana (GR) mit *C. versicolor*, *C. calotes* und der endemischen Art *C. nigrilabris* ergaben starke Populationschwankungen bei den beiden erstgenannten Arten. Die beobachteten, zeitlichen Fluktuationen im Populationsgrößenverlauf erwiesen sich alle, insgesamt 5 Beziehungen, als positiv, in einem Fall (*C. versicolor* in Othnapitiya) sogar als signifikant mit den jeweiligen Niederschlagsmengen korreliert.

C. nigrilabris wies eine relativ stabile Populationsdichte von 220 Tieren pro ha auf.

In den Gebieten, wo *C. calotes* und *C. versicolor* sympatrisch vorkamen (GO und GR), war *C. calotes* stets weniger häufig. In dem Gebiet Ranawana betrug deren geschätzte Populationsdichte ca. 16 Echsen/ha, in Othnapitiya war diese so gering, daß keine Populationsgrößen mit dem hier verwendeten Modell von MANLY & PARR (1968) geschätzt werden konnten.

Für das Gebiet Corbet's Gap, in dem *C. calotes* allopatrisch vorkam, lag die Dichte bei etwa 56 Tieren/ha. Sehr ähnliche Werte errechneten sich für *C. versicolor* mit 49 bzw. 48 Echsen/ha für die beiden Gebiete Ranawana und Othnapitiya.

Der Vergleich der Anteile von männlichen, weiblichen und juvenilen Tieren in den Stichproben ergab für alle Gebiete, daß die ♂ durchschnittlich am häufigsten waren (zw. 38% und 52%). Die Abweichungen vom Geschlechterverhältnis von 1:1 waren allerdings nur in einem Fall signifikant (V in GO). In GN, GC und für V in GO machten die Jungtiere einen deutlich geringeren Anteil als die Weibchen aus, in GR waren diese im Mittel entweder gleich häufig (V) oder häufiger als diese (CAL). Schwankungen der Populationsgrößen konnten durch sehr unterschiedliche Beteiligung dieser drei Alters- bzw. Geschlechtsklassen bedingt sein. Die stabilsten Verhältnisse, was deren Proporz in den Stichproben während des gesamten Untersuchungszeitraums anbetrifft, ergaben sich für N'Eliya.

Die Aufenthaltszeiten in den Gebieten waren zwischen den Geschlechtern nur in N'Eliya signifikant verschieden (♂ durchschn. ca. 9 Mon., ♀ ca. 6 Mon.). Auf Grund der starken Variation ließen sich die entsprechenden Unterschiede bei *C. calotes* und *C. versicolor* nicht absichern. Beide Geschlechter dieser Arten hielten sich im Mittel zwischen 3 und 6 Monate in den jeweiligen Gebieten auf. In allen Fällen eindeutig höhere Turnoverraten zeigten alle Juvenilen, mit durchschnittlich 1.5-monatiger Aufenthaltsdauer, im Vergleich zu den adulten Echsen.

Insgesamt gesehen deuten diese Befunde an, daß ein starker, sehr wahrscheinlich in erster Linie auf Migration beruhender, Austausch in allen untersuchten Populationen stattgefunden haben muß. Am geringsten war dieser bei *C. nigrilabris* in N'Eliya.

Die Daten über die Gelegegrößen der Calotes-Arten Sri Lankas sprechen für grundlegende Unterschiede zwischen den Endemiten, deren Eizahlen (für LIOL lagen keine Informationen vor) ca. 3 - 5 betrug und den Nicht-Endemiten, deren Gelegegrößen bei etwa 6 - 9 Eiern lagen (bei CAL und V). An Hand der vorliegenden Daten über die Eiablagezeiten bei C.versicolor aus verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes dürfte es sehr wahrscheinlich sein, daß eine Kopplung zwischen der Lage der feuchten Jahreszeit und der Eiablageperiode besteht. Es wurde die Hypothese aufgestellt, daß von N-Indien nach Süden bis Sri Lanka auf Grund der Zunahme der Niederschlagsmengen und der weniger stark ausgeprägten Unterschiede zwischen Trockenzeit und Feuchtperiode ein Übergang zu kontinuierlicher Eiablage während des ganzen Jahres zusammen mit einer Reduktion der Größe der Einzelgelege zu finden ist. Endpunkt dieses N-S-Trends ist Sri Lanka, wo V sehr wahrscheinlich das ganze Jahr über Eier ablegt und die Gelege wesentlich kleiner sind als etwa in Nordindien.

Die Aktivitätsmuster der Echsen zeigten eine starke Übereinstimmung bezüglich der Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Verhaltenskategorien. Den größten Teil ihrer Zeit verbrachten die Tiere mit dem Beobachten ihres Umfeldes. Das Sonnenbaden nahm mit steigender Meereshöhe des Fundortes an relativer Häufigkeit zu. Das Sozialverhalten ("Fighting", "Head Bobbing", "Push Ups") wurde in wesentlich stärkerem Ausmaß bei den Männchen von C.calotes und C.versicolor als bei den Weibchen bzw. Juvenilen beobachtet. Dies wurde auf ein bei den Weibchen im Vergleich zu den Männchen entweder fehlendes oder zumindest weniger stark ausgeprägtes Territorialverhalten zurückgeführt. Bei C.nigrilabris scheint dieses auch insgesamt weniger stark ausgebildet zu sein, oder es handelt sich überhaupt um eine nicht-territoriale Art.

Ein weiterer Ansatz bestand im Vergleich der Mikrohabitatpräferenzen, von denen drei Komponenten der Raumnische untersucht wurden, i.e. Habitatstrukturen, an denen die Echsen angetroffen wurden, sowie das vertikale und horizontale Aufenthaltsmuster.

Dabei bestätigte sich die arboreale Lebensweise der Endemiten C.ceylonensis, C.lioccephalus und C.liolepis. Die vierte endemische Art, nämlich C.nigrilabris, scheint von den Vegetationshöhen her Biotope mit strauchartigem Charakter zu bevorzugen, was mit der Physiognomie der Primärvegetation, in der diese Art ursprünglich, d.h. vor dem Eingriff des Menschen, verbreitet gewesen war (Nebelwälder), in Zusammenhang gebracht wurde.

In Othnapitiya und Ranawana ergab sich ein unterschiedlich starkes Ausmaß zwischenartlicher räumlicher Trennung (s.u.). Dies erstreckte sich jedoch nicht auf die Präferenz für die untersuchten Mikrohabitatstrukturen, sondern auf die beiden räumlichen Aspekte (horizontal und vertikal).

In Othnapitiya, wo CAL wesentlich geringere Dichten als in Ranawana aufwies, war die räumliche Überlappung mit V deutlich höher als in GR. Es wurde diskutiert, ob diesen Zusammenhängen möglicherweise Konkurrenz zwischen den beiden Arten zugrundeliegen könnte.

In dem Gebiet Corbet's Gap, in dem C.calotes allopatrisch vorkam, war eine deutliche räumliche Trennung zwischen Adulten und Juvenilen festzustellen.

Die durchgeführten Elektrophoresen (Cello-gel-Methode, Analyse der Serumproteine) ergaben mit beiden verwendeten Ansätzen, nämlich der Untersuchung der albuminähnlichen Fraktionen und der Gesamtdensitogramme, sehr unterschiedliche Ähnlichkeitsgruppierungen zwischen den Calotes-Arten Sri Lankas. Eine eindeutig isolierte Stellung ergab sich allerdings mit beiden Methoden für *C. liolepis*. In keinem Fall erwiesen sich die endemischen Arten als einheitliche Gruppe. Die Ähnlichkeitsbeziehungen aus den Vergleichen der Gesamtdensitogramme stimmten mit denen überein, wie sie sich aus der Nutzung der Höhen über dem Boden errechneten, in denen die einzelnen Arten angetroffen wurden. Möglicherweise liegt diesem Zusammenhang die Tatsache zugrunde, daß die Gesamtproteinmuster unterschiedliche physiologische Anforderungen an die Echsen in den jeweiligen Mikrohabitaten widerspiegeln.

Die verschiedenen Beweglichkeiten der albuminähnlichen Fraktionen zwischen den einzelnen Calotes-Arten Sri Lankas weisen auf eine bereits mehrere Millionen Jahre zurückliegende Trennung der entsprechenden Genpools hin. Dieser Ansatz wurde auch zusammen mit den morphologischen Analysen für die Betrachtung möglicher phylogenetischer Beziehungen innerhalb dieser Artengruppe herangezogen.

Die geographische Verbreitung der Calotes-Arten in Sri Lanka erwies sich als sehr heterogen. Drei der vier Endemiten, d.h. *C. liolepis*, *C. liocephalus* und *C. nigrilabris*, kommen nur in der Feuchtzone Sri Lankas bzw. im Zentralen Bergland vor. Bei ihnen scheint eine gewisse vertikale Trennung vorzuliegen (LIOL am niedrigsten, LIOC intermediär, NIGR in den größten Höhen (mNN) zu finden). *C. ceylonensis* ist nur im flachen Teil Sri Lankas und dort auch nur in der Trockenzone und nicht etwa in der im SW der Insel gelegenen Feuchtzone anzutreffen. Die Nicht-Endemiten *C. calotes* (CAL) und *C. versicolor* (V) wurden nahezu überall gefunden, allerdings nur unterhalb etwa 1400 - 1500 mNN. Diese beiden Arten haben auch die im NW, in der Palkstraße gelegenen Inseln besiedelt. Als Kulturfolger sind sie meist nur in anthropogen beeinflussten Biotopen zu finden, während die Endemiten - bis auf NIGR - nur in Primärvegetation oder zumindest nicht stark veränderten Habitaten vorkommen.

Die Analyse der geographischen Variation bei den nicht-endemischen Arten CAL und V ergab für V eine eindeutige Zunahme der Körpergröße vom Bergland und der Feuchtzone zur Trockenzone hin. Bei CAL war ein ähnlicher Trend, jedoch in umgekehrter Richtung, feststellbar.

Vier (bei V) bzw. fünf (bei CAL) der insgesamt 11 gemessenen Beschilde- rungsmerkmale änderten sich signifikant mit der Fundorthöhe in einheitlicher Richtung, die Schilderzahl nahm nämlich ab, je höher die Tiere vorkamen.

Bei einigen dieser Parameter wurde darüberhinaus eine davon unabhängig ausgeprägte klinale Variation in SW-NE-Richtung festgestellt.

Mögliche Ursachen und funktionelle Bedeutungen dieser Variationen wurden diskutiert.

Der multivariate Vergleich von Beschilierungsmerkmalen und Körpermaßen ergab für die einzige untersuchte Inselpopulation von CAL (Insel Kachchativu, zwischen Indien und Sri Lanka gelegen) eine völlige Eigenständigkeit hinsichtlich der untersuchten Parameter.

Die Tatsache, daß diese Unterschiedlichkeit trotz der ähnlichen, klimatischen Verhältnisse auf Kachchativu im Vergleich zu Sri Lanka gefunden wurde, führte zu der Annahme, daß die Gründung dieser Population durch nur wenige Individuen und die Bedeutung des Zufalls in einer derartigen Situation für die sowohl von Sri Lanka als auch von Indien in ihrer Morphologie stark abweichenden Individuen dieser Population verantwortlich waren.

Für die *C.versicolor*-Populationen auf den Sri Lanka vorgelagerten Inseln konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß die Echsen durch Besiedlung von Sri Lanka aus dort hingelangt waren.

Die Tiere dieser Art von den Malediven hingegen erwiesen sich bereits derart eigenständig in ihrer Merkmalsausprägung, daß sie weder eine stärkere Ähnlichkeit mit denen von Indien noch mit denen Sri Lankas aufwiesen.

Der interspezifische multivariate Vergleich mit Diskriminanzanalysen ergab eindeutig isolierte Cluster für alle Arten außer *C.liocephalus* und *C.liolepis*. Die ebenfalls endemische Art *C.ceylonensis* steht dem Nicht-Endemiten *C.versicolor* vergleichsweise nahe. Diese und die andere nicht-endemische Art, *C.calotes*, sind allerdings morphologisch deutlich voneinander verschieden.

Auf Grund dieser Befunde und ausgehend von den Ergebnissen der elektrophoretischen Arbeiten wurde die Hypothese aufgestellt, daß *C.nigrilabris* die älteste der *Calotes*-Arten Sri Lankas sein könnte, die bereits im Pliozän oder spätestens in einer frühen Phase des Pleistozäns in Sri Lanka vorkam. Ihre Entstehung muß sehr wahrscheinlich noch weiter zurückdatiert werden.

In Zusammenhang mit klimatischen Veränderungen und den damit gekoppelten Umstrukturierungen im Vegetationsmuster sowie mit Gebirgsbildungen im zentralen Teil in Sri Lanka dürfte die endemische Art *C.ceylonensis* entstanden sein und - vermutlich zu einem späteren Zeitpunkt - auch die anderen Endemiten *C.liocephalus* und *C.liolepis*.

Die beiden nicht-endemischen Arten *C.versicolor* und *C.calotes* haben sich sehr wahrscheinlich durch Speziationsprozesse, die außerhalb Sri Lankas stattgefunden haben, entwickelt. Ihr dortiges Vorkommen dürfte relativ jung sein, wobei u.U. *C.calotes* Sri Lanka früher besiedelte als *C.versicolor*. Da beide vorwiegend in anthropogenen Habitaten angetroffen werden, ist auch ein möglicher Zusammenhang zwischen der Einwanderung dieser Arten und der des Menschen nicht auszuschließen.

9. Danksagung

Die vorliegende Dissertation wurde im Fach Zoologie an der Ludwig-Maxilians-Universität München durchgeführt.

Ich danke Herrn Prof. Dr. J.Jacobs für seine mehrjährige Betreuung, seine Förderung in vielfacher Hinsicht, für die Prüfung der Arbeit und für zahlreiche Diskussionen sowie seine wertvollen und konstruktiven Ratschläge bei der Manuskriptgestaltung. Herrn Priv. Doz. Dr. habil. E.J.Fittkau, Direktor der Zoologischen Staatssammlung München, danke ich für seine Unterstützung und das Mitvertreten der Arbeit vor der Fakultät als Gutachter.

Herrn Dr. U.Gruber, Herpetol. Sektion der Zool. Staatssammlung München, bin ich für seine Ratschläge bei der Vorbereitung meines Auslandsaufenthaltes und für die Beschaffung des Museumsmaterials zu Dank verpflichtet.

Besonderen Dank möchte ich auch meinem Helfer Ernest B.Wedanda aussprechen, der in vielfacher Weise entscheidend zum Gelingen der Freilandarbeiten beigetragen hat.

Weiterhin danke ich Herrn Prof. Dr. H.Hemmer, Zool. Inst. der Universität Mainz, für Anregungen und Unterstützung bei der Durchführung der Elektrophoresen in seinem Labor ebenso wie Herrn Dr. W.Werner, Südasien-Institut der Universität Heidelberg für zahlreiche Informationen über die Flora Sri Lankas und Herrn Dipl.-Biol. A.Burnhauser für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Durch das Verständnis und die Hilfe der Einwohner in den Untersuchungsgebieten Corbet's Gap, Othnapitiya und Ranawana war ein ungestörtes Arbeiten ermöglicht worden.

Von den zahlreichen ceylonesischen Freunden und Bekannten, die erheblich mit zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben, können hier nur einige genannt werden (in alphabetischer Reihenfolge): Lt. Ariyawansa, Sri Lanka Marine, Mr. J. Azeez, Wildlife and Nature Protection Society of Sri Lanka, Prof. Dr. S.Balasubramaniam, Dept. of Botany Univ. of Peradeniya, Prof. Dr. H.Crusz, Dept. of Zoology Univ. of Peradeniya, Dr. P.H.D.H. DeSilva, Director, National Museum Colombo, Mr. R.Fernando, Mr. A.W.James, Mr. P.B.Karunaratne, ehem. National Museum Colombo, Mr. Lyn de Alwis, Director, Dept. of Wildlife Conservation, Mr. L.Munasinghe, Mrs. R.Ratnapala, Assist. Zool. National Museum Colombo, Mr. M.Rosary, Dr. Ch.Santiapillai, Dept. of Zoology Univ. of Peradeniya, Prof. Dr. P.W.Vitanage, ehem. Dept. of Geology Univ. of Peradeniya.

Für die Zusendung von Museumsmaterial bedanke ich mich bei den Leitern der Herpetologischen Sektionen und ihren Mitarbeitern des American Museum of Natural History New York, dem British Museum (Natural History) London, dem Laboratoire des Reptiles et Amphibiens des Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, dem Museum of Nat. Hist. of the Univ. of Kansas, der Smithsonian Institution Washington, dem Chicago Field Museum of Nat. Hist., dem Museum of Zoology of the Univ. of Michigan und dem Zool. Forschungsinstitut und Museum A.Koenig, Bonn.

Für die finanzielle Förderung der Arbeit danke ich besonders der Studienstiftung des deutschen Volkes sowie Frau Horn und Herrn Kölbl, Stipendien-Referat der Universität München, für die Unterstützung im Rahmen der Graduiertenförderung.

10. Zitierte Literatur

- AARONS, D. & M. REAGAN (1972): SPSS - Subprogram SPECTRAL - Spectral analysis of time series. Northwestern Univ., Vogelback Computing Center, Manual No. 434.
- ABEYWICKRAMA, B.A. (1956): The origin and affinities of the flora of Ceylon. - Proc. 11th Ann. Session Ceylon Ass. Adv. Sci., pt.2: 99 - 121.
- ABEYWICKRAMA, B.A. (1959): The evolution of the flora of Ceylon. - Proc. 14th Ann. Session Ceylon Ass. Adv. Sci., pt.2: 217 - 219.
- ADAMS, F.D. (1929): The geology of Ceylon. - Canad. J. Res., 1: 425 - 511.
- ANDREWS, R.M. (1971): Structural habitat and time budget of a tropical Anolis lizard. - Ecology, 52: 262 - 270.
- ANNANDALE, N. (1909): Report on a small collection of lizards from Travancore. - Rec. Ind. Mus., III: 253 - 257.
- ASANA, J.J. (1931): The natural history of Calotes versicolor, the common bloodsucker. - J. Bombay Nat. Hist. Soc., 34: 1041 - 1047.
- ASPLUND, K.K. (1974): Body size and habitat utilization in whiptail lizards. - Copeia, 1974: 695 - 703.
- AVISE, J.C. (1975): Systematic value of electrophoretic data. - Syst. Zool., 23: 465 - 481.
- AYALA, F.J. (1978): Molecular evolution. - Sinauer Assoc. Inc., Mass. 277 pp.
- AYALA, F.J. & M.L. TRACEY, D. HEDGEHOCK, R.C. RICHMOND (1974): Genetic differentiation during the speciation process in Drosophila. - Evolution, 28: 576 - 592.
- BACHMANN, K. & H. HEMMER, A. KONRAD, L.R. MAXSON (1980): Molecular evolution and the phylogenetic relationships of the African Toad, Bufo danielae Perret, 1977 (Salientia: Bufonidae). - Amphibia-Reptilia, 1: 173 - 183.
- BALLINGER, R.E. (1973): Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (Sceloporus jarrovi and Sceloporus poinsetti). - Ecology, 54: 269 - 283.
- BANDARANAYAKE, W.M. & M.U.S. SULTANBAWA, S.C. WEERASEKERA, S. BALASUBRAMANIAM (1974): A glossary of Sinhala and Tamil names of the plants of Sri Lanka. - Sri Lanka Forester, Vol.11 (N.S.), Nos.3&4: 67 - 149.
- BEGON, M. (1979): Investigating animal abundance. - Univ. Park Press, Baltimore.
- BELLAIRS, A. (1971): Die Reptilien. - Enzyklopädie der Natur, Bd.11 Editions Rencontre, Lausanne.
- BEUTEL, P. & H. KÜFFNER, E. RÖCK, W. SCHUBÖ (1980): SPSS. Statistik-Programmsystem für die Sozialwissenschaften. - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- BLAIR, W.F. (1960): The rusty lizard: A population study. - Univ. of Texas Press, Austin.
- BLOWER, J.G. & L.M. COOK, J.A. BISHOP (1981): Estimating the size of animal populations. - G. Allen & Unwin Ltd., London.

- BRADSHAW, S.D. (1971): Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity. - J. Zool. London, 165: 1 - 25.
- BRATTSTROM, B.H. (1971): Social and thermoregulatory behavior of the bearded dragon, *Amphibolurus barbatus*. - Copeia, 1971: 484 - 497.
- BROOKS, G.R. (1967): Population ecology of the ground skink, *Lygosoma laterale* (Say). - Ecol. Monogr., 37: 71 - 87.
- BRUCE, E.J. & F.J. AYALA (1979): Phylogenetic relationships between Man and the Apes: Electrophoretic evidence. - Evolution, 33: 1040 - 1056.
- CARPENTER, C.C. & G.W. FERGUSON (1977): Variation and evolution of stereotyped behavior in Reptiles. - pp. 335 - 403 in Biology of the Reptilia, Vol.7 (C. GANS & D.W. TINKLE eds.). Academic Press, N.Y.
- COGGER, H.G. (1969): A study of the ecology and biology of the Mallee Dragon (*Amphibolurus fordi*) and its adaptations to an arid environment. - Thesis, Macquarie Univ., Australia.
- COLLETTE, B.B. (1961): Correlations between ecology and morphology in anoline lizards from Havana, Cuba and southern Florida. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 125: 137 - 162.
- COORAY, P.G. (1967): An introduction to the geology of Ceylon. - Spolia Zeyl. 31, Pt. I: 1 - 324.
- CREWS, D. & E.E. WILLIAMS (1977): Hormones, reproductive behavior, and speciation. - Amer. Zool., 17: 271 - 286.
- CRUSZ, H. (1973): Nature conservation in Sri Lanka (Ceylon). - Biol. Conserv., 5(3): 199 - 208.
- CRUSZ, H. & L. NUGALIYADDE (1978): Parasites of the relict fauna of Ceylon. VII. General considerations and first host-parasite checklist. - C.R. Soc. Biogeogr., 477: 85 - 106.
- DARLINGTON, P.J. (1957): Zoogeography. - Wiley & Sons, London.
- DeFONSEKA, R.N. & S. VINASITHAMBY (1971): A provisional index to the local names of the flowering plants of Ceylon. - Dept. of Botany, Univ. of Ceylon, Peradeniya, Sri Lanka.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1931): Some Ceylon lizards. - Ceyl. J. Sci., 16,B: 139 - 180.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1940): Some Post-Gondwana land links of Ceylon. - Proc. Ind. Sci. Congress, 27th Meeting, Pt.4: 119 - 120.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1942): Some faunistic affinities and differences between India and Ceylon. - Proc. Ind. Sci. Congress, 29: 161 - 162.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1953): A colored atlas of some vertebrates from Ceylon. Vol.2: Tetrapod Reptilia. - Govt. Press, Colombo.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1955): Land oscillation in the North-West of Ceylon. - J. Royal As. Soc. (Sri Lanka Branch), 4(2): 127 - 142.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1958): The Pleistocene of Ceylon. - Govt. Press, Colombo.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1959): The evolution of subspecies in Ceylon. - Proc. 14th Ann. Sess. Ceyl. Ass. Adv. Sci., Pt.2: 220 - 224.
- DERANIYAGALA, P.E.P. (1965): Some aspects of the fauna of Ceylon. - J. Roy. As. Soc. (Sri Lanka Branch), 9(2): 165 - 219.

- DeROSAYRO, R.A. (1958): The climate and vegetation of the Knuckles Region of Ceylon. - Ceylon Forester, Vol.3 (N.S.), Nos. 3 & 4: 201 - 260.
- DeROSAYRO, R.A. (1960): The nature and origin of secondary vegetational communities in Ceylon. - pp. 279 - 306 in: Symposium on the impact of man on humid tropics vegetation (Goroka).
- DeSILVA, P.H.D.H. (1957): On a zoological collecting tour of the islands off Jaffna. - J. Bombay Nat. Hist. Soc. 54, 2: 322 - 334.
- DESSAUER, H.C. & W. FOX (1956): Characteristic patterns of plasma proteins of orders of Amphibia and Reptilia. - Science, 124: 225 - 226.
- DESSAUER, H.C. & W. FOX (1964): Electrophoresis in taxonomic studies illustrated by analyses of blood proteins. - pp. 625 - 647 in Taxonomic Biochemistry and Serology (C.A. LEONE ed.). Ronald Press, N.Y.
- DITTUS, W.P.J. (1977): The ecology of a semi-evergreen forest community in Sri Lanka. - Biotropica, 9(4): 268 - 286.
- DOBZHANSKY, T. & F.J. AYALA, G.L. STEBBINS, J.W. VALENTINE (1977): Evolution. - Freeman & Co., San Francisco.
- DOETSCH, G. (1936): Zerlegung einer Funktion in Gaußsche Fehlerkurven und zeitliche Zurückverfolgung eines Temperaturzustandes. - Math. Zeitschr., 40: 281 - 318.
- DOMRÖS, M. (1976): Sri Lanka. Die Tropeninsel Ceylon. - Wiss. Länderkunden, Bd. 12. Wiss. Buchgesellschaft, Darmstadt.
- ENDLER, J.A. (1977): Geographic variation, speciation, and clines. - Monogr. Pop. Biol., Vol.10. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- ERDELEN, W. (1977): Intraspezifische Variabilität bei Calotes versicolor Daudin (Sauria: Agamidae). - Dipl.-Arb. LMU München.
- ERDELEN, W. (1978): Distributional patterns of the genus Calotes (Sauria, Agamidae) in Sri Lanka. - Loris, Vol.14, No.6: 350 - 356.
- FERGUSON, A. (1980): Biochemical systematics and evolution. - Blackie & Son Ltd., London.
- FERNANDO, D. (1954): Wild flowers of Ceylon. - West Bros., Mitcham.
- FERNANDO, S.N.U. (1968): The natural vegetation of Ceylon. - Lake House Publ., Colombo.
- FISHER, R.A. & E.B. FORD (1947): The spread of a gene in a natural colony of the moth Panaxia dominula (L.). - Heredity, 1: 143 - 174.
- FITCH, H.S. (1955): Habits and adaptations of the Great Plains skink (Eumeces obsoletus). - Ecol. Monogr., 25: 59 - 83.
- FITCH, H.S. (1970): Reproductive cycles in lizards and snakes. - Misc. Publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist., 52: 1 - 247.
- FITCH, H.S. (1973): Population structure and survivorship in some Costa Rican lizards. - Occ. Pap. Mus. Nat. Hist., Kansas, No.18: 1 - 41.
- FLINDT, R. & H. HEMMER, R. JAEGER (1968): Das Serumweißbild mitteleuropäischer Anuren. - Zool. Jahrb., Physiol., 74: 155 - 163.
- FOX, S.K. (1975): Natural selection on morphological phenotypes of the lizard Uta stansburiana. - Evolution, 29: 95 - 107.
- GANS, C. (1977): Biology of the Reptilia, Vol. 7, Ecology and Behavior A. - Academic Press, N.Y.
- GAUSSEN, H. & P. LEGRIS, M. VIART, L. LABROUE (1968): Explanatory notes on the vegetation map of Ceylon. - Govt. Press, Colombo.

- GILMOUR, J.S.L. & J.W. GREGOR (1939): Demes. A suggested new terminology. - *Nature*, 144: 333.
- GORMAN, G.C. & S. HILLMAN (1977): Physiological basis for climatic niche partitioning in two species of Puerto Rican Anolis (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). - *J. Herpet.*, 11(3): 337 - 340.
- GORMAN, G.C. & A.C. WILSON, N. NAKANISHI (1971): A biochemical approach towards the study of reptilian phylogeny: Evolution of serum albumin and lactic dehydrogenase. - *Syst. Zool.*, 20: 167 - 185.
- GOULD, S.J. & R.F. JOHNSTON (1972): Geographic variation. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 457 - 498.
- GUNAWARDENE, D.C. (1968): The flowering plants of Ceylon. - Lake House Publ., Colombo.
- HARRIS, D.M., im Druck: Observations on the phenology, growth and survival of the Green Iguana, *Iguana iguana* in northern Columbia. - In *Iguanas of the world: behavior, ecology, and conservation* (G.M.BURGHARDT & A.S. RAND eds.). Noyes Publications, New Jersey.
- HARRIS, V.A. (1964): The life of the Rainbow Lizard. - Hutchinson Trop. Monogr., Hutchinson & Co. (Publ.) Ltd., London.
- HEATWOLE, H. (1966): The effect of man on distribution of some reptiles and amphibians in eastern Panama. - *Herpetologica*, 22: 55 - 59.
- HECHT, M.K. (1952): Natural selection in the lizard genus *Aristelliger*. - *Evolution*, 6: 112 - 124.
- HELLMICH, W.C. (1951): On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). - *Evolution*, 5: 359 - 369.
- HEMMER, H. & A. KONRAD, K. BACHMANN (1980): Hybridization within the *Rana ridibunda* complex of North Africa. - *Amphibia-Reptilia*, 1: 41 - 48.
- HIRTH, H.F. (1963): The ecology of two lizards on a tropical beach. - *Ecol. Monogr.*, 33: 83 - 112.
- HOTTER, G. & B.L. WAJCHENBERG, R. MUNGIOLI (1957): Analysis of electrophoretic patterns. - *Nature*, 179: 423 - 424.
- HUXLEY, J.S. (1938): Clines: An auxiliary taxonomic principle. - *Nature*, 142: 219 - 220.
- INGER, R.F. & B. GREENBERG (1966): Annual reproductive patterns of lizards from a Bornean rain forest. - *Ecology*, 47: 1007 - 1021.
- IYER, M.M.N. (1942): The habits, external features and skeletal system of *Calotes versicolor*. Pt. I. - *J. Mysore Univ.*, 3: 153 - 170.
- JAEGER, R. (1963): Preparation of serum for paper electrophoresis from small animals. - *Experientia*, 19: 660.
- JAKSIC, F.M. & H. NUNEZ, F.P. OJEDA (1980): Body proportions, microhabitat selection and adaptive radiation of *Liolaemus* lizards in Central Chile. - *Oecol.*, 45: 178 - 181.
- JANZEN, D. (1973): Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. - *Ecology*, 54(3): 687 - 708.
- JAYAMAHA, G.S. (1969): Report for 1969. - Dept. of Meteorology, Sri Lanka.
- JENSSSEN, T.A. (1973): Shift in the structural habitat of *Anolis opalinus* due to congeneric competition. - *Ecology*, 54: 863 - 869.
- JOHNSON, G.B. (1977): Assessing electrophoretic similarity: The problem of hidden heterogeneity. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 309 - 328.

- JOLLY, G.M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. - *Biometrika*, 52: 225 - 248.
- KERFOOT, W.C. (1970): The effect of functional changes upon the variability of lizard and snake body scale numbers. - *Copeia*, 1970: 252 - 260.
- KING, J.L. & T.H. OHTA (1975): Polyallelic mutational equilibria. - *Genetics*, 79: 681 - 691.
- KING, M.C. & A.C. WILSON (1975): Evolution at two levels in humans and chimpanzees. - *Science*, 188: 107 - 116.
- KOELMEYER, K.O. (1958): Climatic classification and the distribution of vegetation in Ceylon. - *Ceylon Forester*, Vol. III (N.S.), Nos.3&4: 265 - 288.
- MACARTHUR, R.H. (1972): Geographical ecology. - Harper & Row, N.Y.
- MALDONADO, A.A. & E. ORTIZ (1966): Electrophoretic patterns of serum proteins of some West Indian Anolis (Sauria, Iguanidae). - *Copeia*, 1966: 179 - 182.
- MANLY, B.F.J. (1970): A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method. - *J. Appl. Ecol.*, 7: 13 - 39.
- MANLY, B.F.J. (1971): A simulation study of Jolly's method for analysing capture-recapture data. - *Biometrics*, 27: 415 - 424.
- MANLY, B.F.J. & M.J. PARR (1968): A new method of estimating population size, survivorship, and birth-rate from capture-recapture data. - *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 18: 81 - 89.
- MARSHALL, A.J. & R. HOOK (1960): The breeding biology of equatorial vertebrates: Reproduction at lat. 0° 01' N. - *Proc. Zool. Soc.*, London, 134: 197 - 205.
- MAXSON, L.R. & R.D. MAXSON (1979): Comparative albumin and biochemical evolution in Plethodontid salamanders. - *Evolution*, 33: 1057 - 1062.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - Verlag Paul Parey, Hamburg.
- MCCANN, C. (1937): Notes on Calotes versicolor (Daudin). - *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 39: 843 - 848.
- MCCANN, C. (1942): A reptile and amphibian miscellany. Pt.II. - *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 42(1): 45 - 65.
- MCNEILL, J. (1979): Purposeful phenetics. *Syst. Zool.*, 28: 465 - 482.
- MINTON, S.A. (1966): A contribution to the herpetology of West Pakistan. - *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 134: 27 - 184.
- MISRA NEE HALDAR, C. & J.P. THAPLIYAL (1980): Inverse cytological cycles in testes and pineal organs of the bloodsucker Calotes versicolor. - *Herpetologica*, 36(2): 116 - 119.
- MOODY, S.M. (1980): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). - Ph.D. Diss., Univ. of Michigan.
- MOORE, J.C. (1960): Squirrel geography of the Indian subregion. - *Syst. Zool.*, 9: 1 - 17.
- MÜLLER, H. (1972): Ökologische und ethologische Studien an Iguana iguana L. (Reptilia: Iguanidae) in Kolumbien. - *Zool. Beiträge*, 18: 109 - 131.
- MÜLLER, M.J. (1980): Handbuch ausgewählter Klimastationen der Erde. - 5. Heft: Forschungsstelle Bodenerosion der Universität Trier (G. RICHTER ed.).

- MUELLER-DOMBOIS, D. & V.A. SIRISENA (1968): Climate map of Ceylon. - Survey Dept., Colombo.
- NELSON, G. & N. PLATNICK (1981): Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance. - Columbia Univ. Press.
- NIE, N.H. & C.H. HULL, J.G. JENKINS, K. STEINBRENNER, D.H. BRENT (1975): SPSS. Statistical package for the Social Sciences, 2nd ed. - McGraw-Hill Book Comp., N.Y.
- O'BRIEN, G.P. & H.K. SMITH, J.R. MEYER (1965): An activity study of a radioisotope-tagged lizard, *Sceloporus undulatus hyacinthinus* (Sauria; Iguanidae). - Southw. Nat., 10(3): 179 - 187.
- PANDHA, S.K. & J.P. THAPLIYAL (1967): Egg laying and development in the garden lizard, *Calotes versicolor*. - Copeia, 1967: 121 - 125.
- PHILLIPS, W.W.A. (1980): Manual of the mammals of Sri Lanka. Pt. I. - Publ. of the Wildlife and Nature Protection Soc. of Sri Lanka.
- PIANKA, E.R. (1966): Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. - Ecology, 47: 1055 - 1059.
- PIANKA, E.R. (1973): The structure of lizard communities. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 53 - 74.
- PIANKA, E.R. (1974): Niche overlap and diffuse competition. - Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 71: 2141 - 2145.
- PIANKA, E.R. (1976): Competition and niche theory. - pp. 114 - 141 in Theoretical Ecology (R.M. MAY ed.). Blackwell Sci. Publ., London.
- PIPKIN, S.B. (1965): The influence of adult and larval food habits on population size of neotropical ground-feeding *Drosophila*. - Amer. Midl. Natur., 74: 1 - 27.
- PLATE, J. (1982): Programm Graffiti. - Leibniz Rechenzentrum der Bayer. Akad. d. Wiss.
- PULIMOOD, S.G. & A.K. Joshua (1941): A text-book of botany. - Lake House Publ., Colombo.
- RAND, A.S. (1964): Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. - Ecology, 45: 745 - 752.
- RAND, A.S. (1967): Ecology and social organization in the iguanid lizard *Anolis lineatopus*. - Proc. U.S. Nat. Mus., 122: 1 - 79.
- RAND, A.S. (1967a): The ecological distribution of the anoline lizards around Kingston, Jamaica. - Breviora, 272: 1 - 18.
- RAND, A.S. & E.E. WILLIAMS (1969): The anoles of La Palma: Aspects of their ecological relationship. - Breviora, 327: 1 - 19.
- RICHARDSON, R.H. & P.E. SMOUSE (1976): Patterns of molecular variation. I. Interspecific comparisons of electromorphs in the *Drosophila mulleri* complex. - Biochem. Genetics 14, Nos.5&6: 447 - 466.
- ROFF, D.A. (1973a): On the accuracy of some mark-recapture estimators. - Oecol., 12: 15 - 34.
- ROFF, D.A. (1973b): An examination of some statistical tests used in the analysis of mark-recapture data. - Oecol., 12: 35 - 54.
- ROUGHGARDEN, J. (1972): Evolution of niche width. - Am. Nat., 106: 683 - 718.
- ROUGHGARDEN, J. (1974): Niche width: Biogeographic patterns among *Anolis* populations. - Am. Nat., 108: 429 - 442.

- RUIBAL, R. (1957): An altitudinal and latitudinal cline in *Rana pipiens*. - *Copeia*, 1957: 212 - 221.
- SARASIN, F. (1910): Über die Tierwelt von Ceylon. - *Zool. Jahrb. Leipzig Suppl.* 12: 1 - 160.
- SARICH, V.M. (1977): Rates, sample sizes, and the Neutrality Hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. - *Nature*, 265: 24 - 28.
- SCHMIDT, K.P. & R.F. INGER (1957): *Knaurs Tierreich in Farben - Reptilien*. - Droemersch Verlaganstalt Th. Knaur Nachf., München.
- SCHOENER, T.W. (1967): The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. - *Science*, 155: 474 - 477.
- SCHOENER, T.W. (1968 a): The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. - *Ecology*, 49: 704 - 726.
- SCHOENER, T.W. (1968 b): Sizes of feeding territories among birds. - *Ecology*, 49: 123 - 141.
- SCHOENER, T.W. (1969 a): Size patterns in West Indian *Anolis* lizards. I. Size and species diversity. - *Syst. Zool.*, 18: 386 - 401.
- SCHOENER, T.W. (1969 b): Models of optimal size for solitary predators. - *Am. Nat.*, 103: 277 - 313.
- SCHOENER, T.W. (1970): Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. - *Ecology*, 51: 408 - 418.
- SCHOENER, T.W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. - *Science*, 185: 27 - 39.
- SCHOENER, T.W. (1977): Competition and the niche. - pp. 35 - 136 in *Biology of the Reptilia*, Vol.7 (C. GANS & D.W. TINKLE eds.). Academic Press, N.Y.
- SCHOENER, T.W. & G. GORMAN (1968): Some niche differences in three lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. - *Ecology*, 49: 819 - 830.
- SEAL, H.L. (1964): *Multivariate statistical analysis for biologists*. - Methuen & Co., London.
- SINGH, G.S. & J.P. THAPLIYAL (1962): Sex ratio and size of the garden lizard (*Calotes versicolor* Daud.). - *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 95: 965 - 966.
- SMITH, M.A. (1935): *Fauna of British India. Reptilia and Amphibia. Vol.II-Sauria*. - London.
- SNEATH, P.H. & R.R. SOKAL (1973): *Principles of numerical taxonomy*. - W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- SNOW, D.W. & B.K. SNOW (1964): Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. - *Zoologica*, N.Y., 49: 1 - 39.
- SOULE, M. (1966): Trends in the insular radiation of a lizard. - *Am. Nat.*, 100: 47 - 64.
- SOULE, M. & W.C. KERFOOT (1972): On the climatic determination of scale size in a lizard. - *Syst. Zool.*, 21: 97 - 105.
- STAMPS, J.A. (1977): Social behavior and spacing patterns in lizards. - pp. 265 - 334 in *Biology of the Reptilia*, Vol.7 (C. GANS & D.W. TINKLE eds.). Academic Press, N.Y.
- SUBBA RAO, M.V. (1970): Studies on the biology of two selected lizards of Tirupati. - *Br. J. Herpet.*, 4: 151 - 154.
- TAYLOR, B.J.R. (1965): The analysis of polymodal frequency distributions. - *J. Anim. Ecol.*, 34: 445 - 452.

- TAYLOR, E.H. (1953): A review of the lizards of Ceylon. - Univ. Kans. Sci. Bull. 25, Pt.II: 1525 - 1585.
- TINKLE, D.W. (1967): The life and demography of the side-blotched lizard *Uta stansburiana*. - Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., No.132: 1 - 182.
- TINKLE, D.W. & H.M. WILBUR, S.G. TILLEY (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. - Evolution, 24: 55 - 74.
- TISELIUS, A. & E.A. KABAT (1939): Electrophoretic study of immune sera and purified antibody preparations. - J. exp. Med., 69: 119 - 131.
- TUCCY, J. (1976): SPSS subprogram NPAR TESTS. - Northwestern University, Vogelback Computing Center, Manual No.324.
- TURNER, F.B. (1977): The dynamics of populations of Squamates, Crocodilians and Rhynchocephalians. - pp. 157 - 264 in Biology of the Reptilia, Vol.7 (C. GANS & D.W. TINKLE eds.). Academic Press, N.Y.
- WADIA, D.N. (1941 a): The making of Ceylon. - Spol. Zeyl., 23: 1 - 7.
- WADIA, D.N. (1941 b): The ring of waterfalls in Central Ceylon and its bearing on the geological structure and earth movements. - Spol. Zeyl., 23: 19 - 20.
- WALTER, H. (1957): Wie kann man den Klimatypus anschaulich darstellen? - Umschau, 64: 751 - 753.
- WERMUTH, H. (1967): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien - Agamidae - In "Das Tierreich", Lief.86: I-XIV, 1 - 127. Berlin.
- WERNER, W. (1982): Die Höhen- und Nebelwälder auf der Insel Ceylon (Sri Lanka). - Diss., Südasien-Institut. d. Univ. Heidelberg.
- WIJESINGHE, T.M.K. (1979): Agro-ecological regions of Sri Lanka. - Compiled by: Land and water use division, Dept. of Agriculture, Peradeniya, Sri Lanka.
- WILSON, A.C. & S.S. CARLSON, T.J. WHITE (1977): Biochemical evolution. - Ann. Rev. Biochem., 46: 573 - 639.
- WILSON, D.S. (1975): The adequacy of body size as a niche difference. - Am. Nat., 109: 769 - 784.
- ZWEIFEL, R.G. & C.H. LOWE (1966): The ecology of a population of *Xantusia vigilis*, the desert night lizard. - Am. Mus. Novit., 2247: 1 - 57.

11. Anhang - Das Manly/Parr-Modell

Im folgenden sind in vereinfachter Form die Grundlagen des Modells von MANLY & PARR (1968) zur Schätzung von Populationsgrößen mit Markier-Wiederfang-Versuchen zusammengestellt.

Ausgangsgleichung:

$$N_i = \frac{n_i}{p_i}$$

N_i = Schätzwert für die Populationsgröße
 n_i = Anzahl am Tag i gefangener Tiere
 p_i = Schätzwert für den Anteil der Population, der am Tag i gefangen wurde

Zentrales Problem ist die Ermittlung von p_i .

Am Tag i sind 4 sich ausschließende Gruppen von Tieren am Leben:

1. W_i = Am Tag i gefangen und mindestens 1x vorher und nachher
2. Y_i = " und/oder nie zuvor bzw. nachher
3. X_i = Nicht am Tag i gefangen aber mindestens 1x vorher und nachher
4. Z_i = " und/oder nie zuvor bzw. nachher

$$\frac{W_i}{X_i} \approx \frac{Y_i}{Z_i} \approx \frac{n_i}{N_i - n_i}$$

Diese Beziehung ist gleichbedeutend mit der Aussage, daß der Quotient aus W_i und X_i einen Schätzwert für $n_i/N_i - n_i$ liefert.

Es gilt also:
$$\frac{W_i}{X_i} = \frac{n_i}{N_i - n_i}$$

Durch Umformung ergibt sich:
$$\frac{X_i}{W_i} = \frac{N_i - n_i}{n_i} = \frac{N_i}{n_i} - 1$$

$$\frac{W_i}{X_i + W_i} = \frac{n_i}{N_i} \quad (= p_i)$$

W_i und X_i werden durch Anordnung der Markier-Wiederfang-Daten in einer entsprechenden Tabelle ermittelt.

LEBENS LAUF

Name: ERDELEN, Walter

Geburtsdatum: 7.8.1951

Geburtsort: Ansbach, Mfr.

Wohnort: 8900 Augsburg
Schillerstr. 54

Vater: Erdelen Rolf, geb. 4.4.1929, Verwaltungsangestellter

Mutter: Erdelen Margot, geborene Fleischer
geb. 17.9.1931, Hausfrau

Geschwister: Ruth Balsam, geborene Erdelen
geb. 29.1.1955, Erzieherin

Christine Erdelen, geb. 18.9.1956, Erzieherin

Ausbildung: Volksschule von 1957 - 1962 in Augsburg
Gymnasium von 1962 - 1971 in Augsburg

Studium der Biologie und Chemie von 1971 - 1977
an der Universität München

Diplomvorprüfung in den Fächern Biologie
und Chemie im November 1973

Von 1974 bis 1981 Stipendiat der Studienstiftung des
deutschen Volkes

Diplom-Hauptprüfung im Fach Biologie
im September 1977

Thema der Diplomarbeit : "Intraspezifische Variabilität
bei Calotes versicolor DAUDIN (Sauria, Agamidae)"

1978 - 1980 Freilandarbeiten für die vorliegende
Dissertation in Sri Lanka

Seit September 1981 als Wissenschaftliche Hilfskraft am
Zoologischen Institut der Universität München beschäftigt

Wehrdienst: Seit September 1970 Verpflichtung beim Zivilen Katastrophen-
schutz in Augsburg

